МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН
ФОНД ХАНСА РАУСИНГА

И.А. Михайлова, О.Б. Бондаренко

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ЧАСТЬ 1

Рекомендовано Министерством общего и профессионального образования Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению и специальности «Геология»

850-летию Москвы посвящается

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1997

ББК 28.1
М 69
УДК 56 (075.8)

Рецензенты:

кафедра региональной геологии и палеонтологии МГГА;
доктор биологических наук, профессор *В.Н. Шиманский*

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.
М 69 Палеонтология. Ч. 1: Учебник. — М.: Изд-во МГУ, 1997. — 448 с.: ил.
ISBN 5-211-03841-X (Ч. 1)
ISBN 5-211-03868-1

В первой части учебника изложены основные сведения об ископаемых бактериях, цианобионтах, растениях, грибах и животных (беспозвоночных и позвоночных). Описана геологическая история как отдельных групп, так и органического мира в целом. Рассмотрены общие вопросы: история становления и разделы палеонтологии, закономерности эволюции, биотические события и т.д. Учебник проиллюстрирован многочисленными рисунками (более 250), в значительной степени новыми и оригинальными

Для студентов геологических, географических и биологических факультетов университетов и других вузов, а также специалистов палеонтологов.

ББК 28.1

ISBN 5-211-03841-X (Ч. 1)
ISBN 5-211-03868-1

ПРЕДИСЛОВИЕ

После выхода в свет учебника «Общая палеонтология» прошло более семи лет. Приступая к работе над новой книгой, авторы старались учесть все замечания и новые данные. Исключительную помощь оказали официальные и неофициальные рецензенты, благодаря которым произошла радикальная переработка разделов, посвященных ископаемым растениям и типу хордовых. Мы не питаем иллюзий, что нам удалось полностью избежать досадных неточностей и упущений, но искренне надеемся, что они сведены до минимума.

При создании учебника авторы стремились максимально проиллюстрировать текст, исходя из тезиса «лучше один раз увидеть...». Следует также иметь в виду, что рисунки (их более 250) по содержанию намного информативнее и компактнее, чем текст. Дополнительными иллюстрациями являются четыре форзаца. На первом из них приведена циклограмма процентного содержания видов различных типов царства животных, а внутри каждого типа показано соотношение современных и ископаемых форм (Палеонтология беспозвоночных, 1962). Форзац 2 посвящен распределению водных организмов в зависимости от солености бассейна (Fenton, Vickers-Rich, Rich, 1989). На форзаце 3 приведены четыре отличающиеся реконструкции рода Iguanodon (динозавр), предложенные разными авторами. Форзац 4 иллюстрирует развитие органического мира на протяжении геологической истории Земли.

Учебник состоит из трех частей: вводной, систематической и заключительной. Вводная часть содержит представления о типах сохранности, химическом составе и породообразующей роли ископаемых; историю становления и разделы палеонтологии; сведения об условиях обитания и образе жизни; рассмотрение закономерностей эволюции; анализ биотических событий с точки зрения возникновения жизни, массовых появлений и массовых вымираний организмов крупного таксономического ранга. В конце вводной части приведена Международная геохронологическая (стратиграфическая) шкала.

Систематическая часть начинается с изложения общих положений, касающихся классификации, таксономии и систематики, а также объяснения процедурных приемов обозначения таксонов и особенностей их применения в палеонтологии. Основной объем систематической части, как и учебника в целом, посвящен характеристикам конкретных систематических единиц (морфология, классификация, условия обитания и образ жизни, породообразующая роль, геологический возраст, история развития). Приведены диагнозы следующих подразделений (в скобках указано число единиц): надцарств (2), царств (5), подцарств (4), надразделов и надотделов (4), разделов (2), подразделов (2); типов и отделов (29), классов (61), отрядов и подотрядов (113), не считая диагнозов подтипов, подклассов и надотрядов.

В заключительной части рассмотрена история органического мира по зонам и периодам. Учебник завершает список рекомендуемой литературы и указатель латинских названий.

Учебник подготовлен сотрудниками кафедры палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета И.А. Михайловой и О.Б. Бондаренко. Самую искреннюю признательность авторы хотят выразить директору Палеонтологического института Российской Академии наук профессору А.Ю. Розанову, без действенной помощи которого эта работа могла еще долго ждать опубликования. А.Ю. Розанов знакомился с содержанием учебника в процессе его создания и сделал существенные замечания по Международной геохронологической (стратиграфической) шкале, а также внес много нового в раздел, посвященный археоциатам. Благодаря настойчивым усилиям дирекции ПИН РАН была получена финансовая поддержка со стороны фонда Ханса Раусинга. Авторам особенно приятно, что учебник выходит в свет в год 850-летия г. Москвы.

При подготовке рукописи авторы постоянно консультировались с коллегами кафедры палеонтологии МГУ, Палеонтологического и Геологического институтов РАН. Это также официальные рецензенты Т.Т. Шаркова, Г.Н. Садовников (МГГА) и В.Н. Шиманский (ПИН РАН). Для коренной переработки палеоботанического раздела важнейшее значение имели обсуждения дискуссионных положений с Г.Н. Садовниковым. Раздел, посвященный позвоночным, был внимательно прочитан В.И. Жегалло и улучшен за счет предоставления им новых материалов и разъяснения спорных вопросов. О.П. Обручева, являвшаяся нашим соавтором в предыдущем учебнике «Общая палеонтология», просмотрела готовый материал по позвоночным и сделала некоторые замечания. Мы выражаем искреннюю признательность и благодарность всем тем, кто в той или иной мере способствовал улучшению содержания учебника.

Особо хотим отметить роль студентов и в первую очередь студентов-палеонтологов. Их насмешливый и критический ум заставил авторов более аккуратно отнестись к изложению и определению ряда терминов, за что мы им искренне благодарны. К величайшему сожалению, жесткие рамки объема учебника препятствовали нашему стремлению изложить то или иное положение более подробно, а также внести некоторые дополнительные сведения. За помощь и консультации по изданию книги мы признательны выпускнику нашей кафедры А.В. Вараксину.

В создании учебника с самого начала активно участвовала М.В. Кнорина, постоянно помогавшая авторам избегать ошибок, разночтений и повторов; ею составлен указатель латинских названий. Большая часть иллюстраций подготовлена сотрудниками картбюро геологического факультета МГУ под руководством А.Г. Дубровина, причем значительная часть рисунков была выполнена Е.П. Загозиной. Авторы им глубоко признательны и благодарны.

ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Палеонтология изучает органический мир прошлого. Столь удачное название «палеонтология» (греч. palaios — древний; on, ontos — существо; logos — понятие, учение), хорошо отражающее суть науки о древних существах, предложил в 1822 г. французский зоолог А.М.Д. де Блэнвилль (1777–1850). Вскоре, в 1834 г., профессор Московского университета Г.И. Фишер фон Вальдгейм принял этот термин, хотя ранее он использовал название «петроматогнозия». Более того, он не только сам стал употреблять термин «палеонтология», но и всячески способствовал его внедрению в научную и учебную литературу. Поэтому Г.И. Фишера наравне с А.М.Д. де Блэнвиллем считают автором термина «палеонтология».

Объектами палеонтологии являются ископаемые, т.е. те органические остатки, по которым мы можем судить о животных и растениях прошлых геологических эпох, а также о бактериях, цианобионтах и грибах, некогда живших на нашей планете. Поэтому палеонтология входит в цикл биологических дисциплин и для нее вполне применимо название «палеобиология».

Цель палеонтологии как биологической науки — воссоздание органического мира прошлого с его законами развития во времени и в пространстве, а одна из основных практических задач — установление относительного возраста отложений по комплексам ископаемых остатков.

ТИПЫ СОХРАННОСТИ ИСКОПАЕМЫХ

Объектами палеонтологических исследований являются любые ископаемые биологического происхождения. К ним относятся не только сами организмы, но и биогеохимические компоненты, возникшие в биосферах прошлого при участии организмов. Для всех них широко используют термины «органические остатки», «ископаемые», «окаменелости» и «фоссилии» (лат. fossilis — погребенный, ископаемый). Последний термин в настоящее время очень популярен в зарубежной и русскоязычной литературе, хотя его использовали уже во времена Екатерины II.

Фоссилизация. Процессы преобразования погибших организмов в ископаемые называют фоссилизацией. Гибель и последующее захоронение организмов сопровождается воздействием различных факторов среды. Они проходят все процессы диагенеза, т.е. физических и химических преобразований при переходе осадка в породу, в которую они заключены.

После гибели организма в первую очередь разрушаются мягкие ткани, затем начинается заполнение пустот скелета вмещающим осадком или минеральными соединениями. Иногда пустоты скелета подвергаются пиритизации, ожелезнению, часто в них возникают друзы и щетки кальцита, аметиста, флюорита, галенита и т.д. Ископаемые скелеты нередко оказываются заключенными в фосфоритовые конкреции. При фоссилизации скелеты подвергаются перекристаллизации, приводящей к более устойчивым минеральным модификациям. Например, арагонитовые раковинки преобразуются в кальцитовые. Нередки случаи минерализации, когда первичный химический состав скелета изменяется (псевдоморфозы). Так, известковые раковины частично или полностью замещаются водным кремнеземом и наоборот. Также наблюдаются фосфатизация, пиритизация и ожелезнение минеральных и органических скелетов.

Растения при фоссилизации обычно разрушаются полностью, чему способствуют процессы гниения и брожения. Тем не менее ископаемые растения обнаружены начиная с докембрия. Чаще всего от растений сохраняются обугленные остатки листьев, листоподобных образований, стеблей, стволов, корней, семян, плодов, шишек, спор и пыльцы. В процессе фоссилизации первичные растительные ткани могут разрушаться полностью, и тогда остаются отпечатки и ядра. Нередко при фоссилизации растительные ткани замещаются различными минеральными соединениями, чаще всего кремнеземом, карбонатом и пиритом. Подобное полное или частичное замещение стволов растений при сохранении внутренней структуры называется *петрификация*. Чаще всего окаменение стволов связано с замещением кремнеземом, реже пиритом, кальцитом и др. Известны скопления стволов, так называемые окаменелые леса. Это либо целые стволы, либо только их нижние части.

Некоторые органические образования растений (воск, смола, лигнин, целлюлоза) сохраняются в ископаемом состоянии, почти не изменяясь. Минеральные слабоизмененные компоненты растений встречаются также довольно часто: это кремневые раковинки диатомовых водорослей, известковые «плодовые шарики» харовых растений, известковые пленки и желваки красных водорослей и т.д.

В зависимости от полноты сохранности и своеобразия остатков выделяют следующие категории ископаемых: субфоссилии, эуфоссилии, ихнофоссилии, копрофоссилии, хемофоссилии.

Субфоссилии (лат. sub — под, почти) представлены ископаемыми (почти ископаемыми), у которых сохранился не только скелет, но и слабоизмененные мягкие ткани. Для растительных остатков используют термин «фитолеймы» (греч. phyton — растение; leimma — остаток). Это в различной степени измененные растительные остатки, сохраняющие клеточную структуру. К субфоссилиям относятся фитолеймы из четвертичных отложений — семена, орехи, шишки хвойных, древесина, захороненные в торфяниках. Более измененные фитолеймы являются эуфоссилиями. К субфоссилиям принадлежат и уникальные находки некоторых животных этого времени, например мамонты, носороги и птицы. Консервантами для таких ископаемых являются вечная мерзлота, различные битумы, вулканические пеплы, эоловые пески. Считалось, что и янтарь является превосходным консервантом, однако в янтаре не сохраняются мягкие ткани. Вместе с тем ископаемые в янтаре (и растения и животные) полностью сохраняют свою форму, что позволяет тщательно изучить их внешнюю морфологию. Но попытка извлечь объект заканчивается тем, что все содержимое рассыпается в пыль. Значительно реже субфоссилии встречаются в отложениях более древних, чем четвертичные.

Эуфоссилии, или эвфоссилии (греч. eu — хорошо, настоящий) представлены целыми скелетами или фрагментами скелетов и их дискретными элементами, а также отпечатками и ядрами. Скелеты являются основными объектами палеонтологических исследований. Скелетные остатки имеют минеральный или органический состав. Это раковины и скелеты животных, оболочки бактерий и грибов, а также органические остатки листьев, семян, плодов, спор и пыльцы. Особо следует сказать о фитолеймах, представленных в различной степени обугленными остатками листьев, древесины, семян, плодов, спор и пыльцы.

Иногда используется термин «органикостенные микрофоссилии», к которым относятся оболочки бактерий и грибов, нитчатых цианобионтов, а также споры и пыльца. Размеры таких фоссилий менее 100 мкм. Органикостенные микрофоссилии могут иметь очень хорошую сохранность даже в докембрийских отложениях (см. рис. 250). Термин «органикостенные» можно распространять и на макроостатки.

Многие эуфоссилии сохраняют информацию не только о мягких частях организма и его функциональных системах, таких как кровеносная, половая, проводящие пучки растений и др., но и об образе жизни и биогеохимических процессах.

От скелетов и мягких частей организмов могут сохраняться отпечатки и ядра. Отпечатки представляют собой уплощенные оттиски, а ядра — объемные слепки полостей (рис. 1). Некоторые животные известны только по отпечаткам. Наиболее знаменитыми являются местонахождения отпечатков птиц, рыб, медузоидов, червей, членистоногих и других животных, найденные в юрских золенгофенских сланцах Германии и в вендских отложениях Эдиакары Австралии. От растений чаще всего встречаются отпечатки листьев, реже стволов, семян и др. Отпечатки листьев отражают не только форму, но и характер жилкования. Отпечатки стволов сохраняют особенности поверхностного строения коры, например листовые подушки лепидодендроновых.

Среди ядер различают внутренние и внешние. Внутренние ядра возникают за счет заполнения породой внутренних полостей

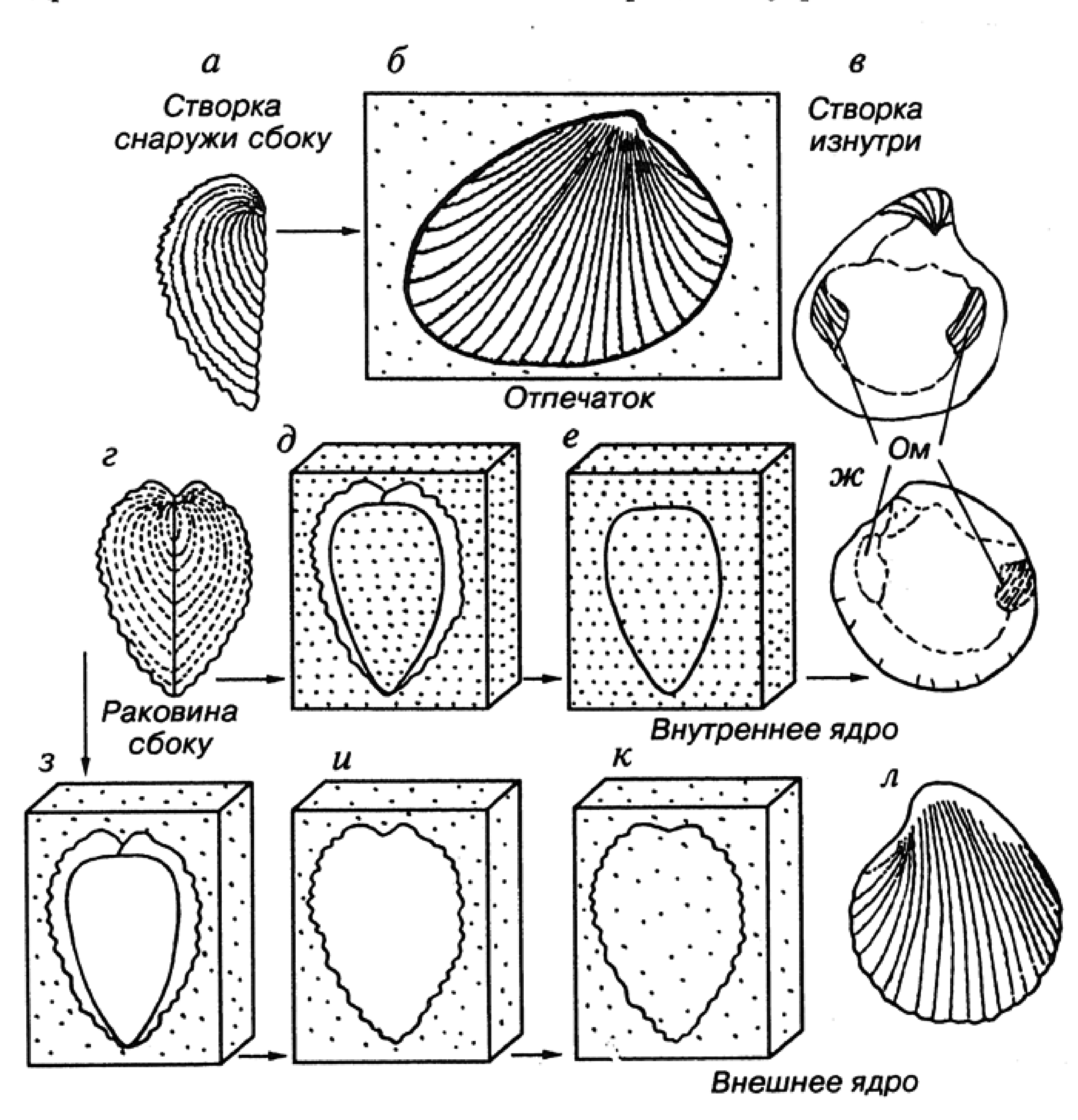


Рис. 1. Схема образования отпечатка (*а–б*), внутреннего ядра (*в–ж*) и внешнего ядра (*з–л*) на примере ребристой раковины двустворок. Ом — отпечатки мускулов

раковин двустворок, остракод, гастропод, брахиопод, аммонитов, а также черепных коробок позвоночных животных. Ядра растений чаще всего представляют отливы сердцевины стволов. Процесс возникновения внешних ядер сложнее, чем внутренних. Сначала скелет, заключенный в породе и ограничивающий полость, растворяется. Затем начинается заполнение породой вновь возникшей полости. Внутренние и внешние ядра наиболее четко отличаются друг от друга у скульптированных двустворок и брахиопод. На внутреннем ядре имеются отпечатки различных внутренних структур, а наружное ядро отражает особенности скульптуры раковины. Внешние ядра ребристые, шероховатые, грубые, а внутренние — гладкие, с отпечатками мускулов, связок и других элементов внутреннего строения.

Ихнофоссилии (греч. ichnos — след) представлены следами жизнедеятельности ископаемых организмов. Чаще всего они сохраняются в виде отпечатков, реже в виде слабообъемных образований. К ихнофоссилиям относят следы ползания и зарывания членистоногих, червей, двустворок; следы выедания, норки, ходы и следы сверления губок, двустворок, членистоногих; следы передвижения позвоночных.

Копрофоссилии (греч. kopros — помёт, навоз) состоят из продуктов жизнедеятельности ископаемых организмов. Они имеют объемный характер, сохраняясь в виде валиков, желваков, конкреций, холмиков, столбиков и даже пластовых тел. Термин «копрофоссилии» был предложен в 1989 г. в учебнике «Общая палеонтология». За основу взято название «копролиты», введенное в научную литературу свыше 150 лет назад и обозначающее «окаменевшие экскременты животных» (Палеонтологический словарь, 1965).

К наиболее типичным копрофоссилиям относятся конечные продукты пищеварения илоедов и позвоночных животных; во второй группе копрофоссилий могут сохраняться непереваренные остатки других животных и растений. Копрофоссилии илоедов представлены валиками и ленточками, которые, на первый взгляд, как будто не отличаются от окружающей породы. Но, пройдя через кишечник илоеда, осадок обогащается кальцием, железом, магнием, калием и фосфором. В результате копрофоссилии илоедов приобретают более светлый или, наоборот, более темный, нередко красноватый оттенок, что и отличает их от окружающей породы. Процесс переработки осадка илоедами и биофильтраторами называют *биотурбацией*. Большинство осадочных отложений настоящего и прошлого проходят биотурбацию. Конечные продукты биотурбации и следы жизнедеятельности иногда называют биоглифами.

К копрофоссилиям можно отнести продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов. Бактерии принимают участие в

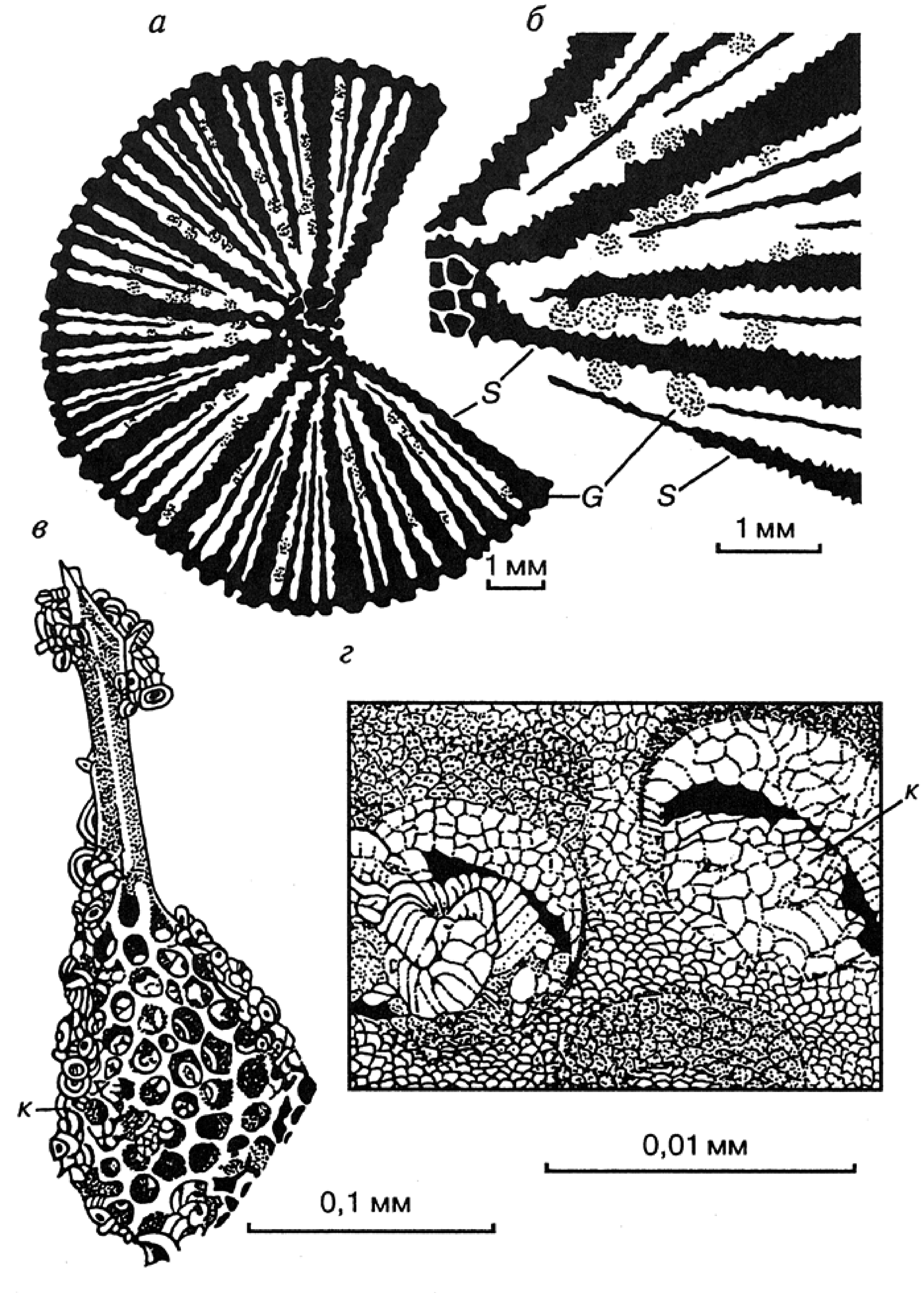


Рис. 2. Соотношения размеров скелетов различных групп организмов
а, *б* — между септами коралла (макрофоссилии) застряли раковинки фораминифер (микрофоссилии); *в–г* — в «окошечках» скелета радиолярии (микрофоссилии) находятся кокколиты (нанофоссилии). G — Globigerinida, к — кокколиты, S — септы

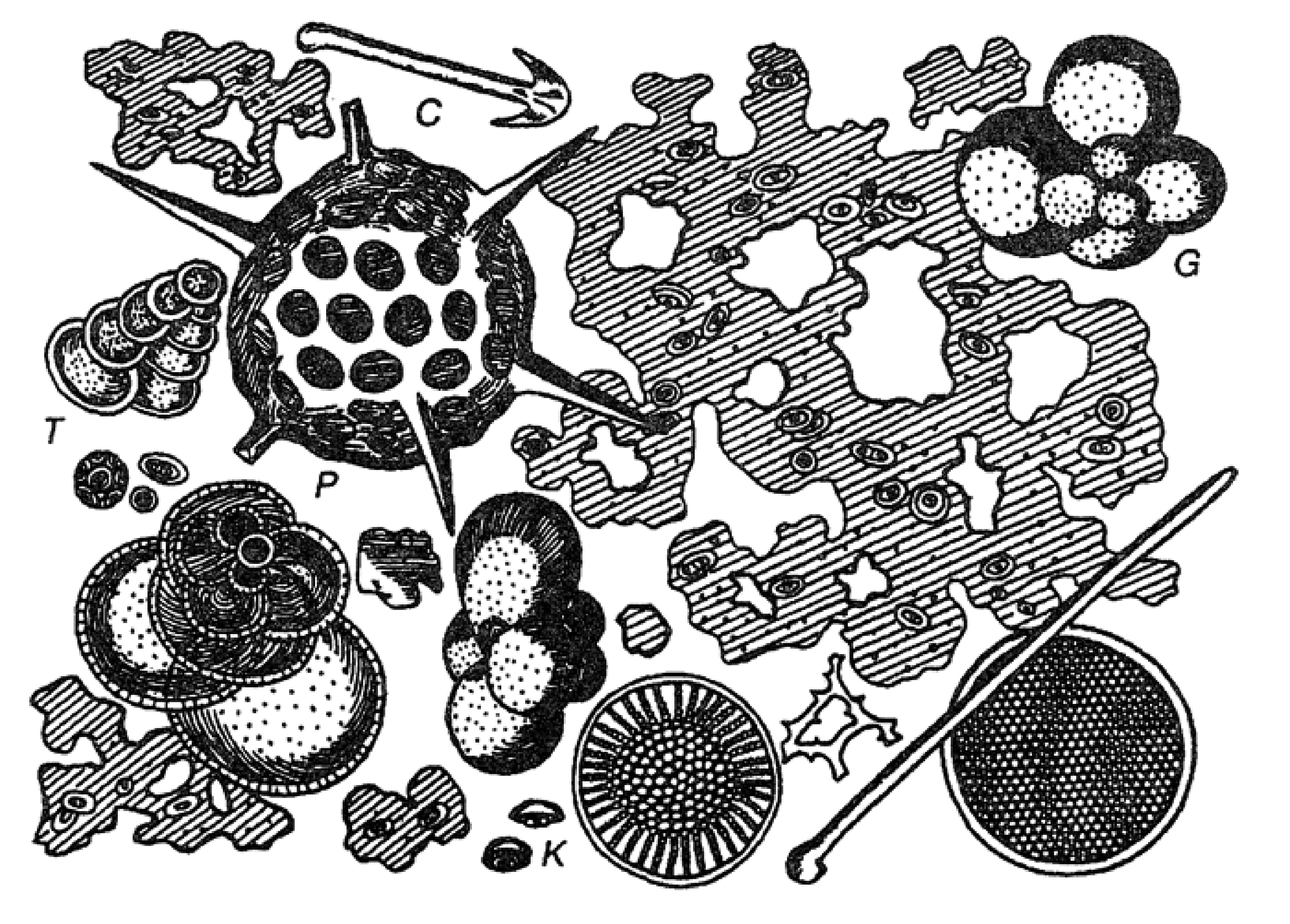


Рис. 3. Глубоководный органогенный ил (увел. в 700 раз), видна слизь с заключенными в ней кокколитами (K), раковинки Globigerinida (G) и Textulariida (T), а также радиолярии (P) и спикулы губок (C) (Циттель, 1934)

образовании железистых, марганцевых и фосфоритовых конкреций, графитов, серы, нефти, газа и т.д. От жизнедеятельности цианобионтов сохраняются известковые слоистые образования — строматолиты, онколиты и катаграфии.

К *хемофоссилиям* (греч. chemie — химия) относят органические ископаемые биомолекулы бактериального, цианобионтного, растительного и животного происхождения. Хемофоссилии сохраняют химический состав биомолекул, позволяющий определить систематическое положение исходного организма, но не его морфологию. Изучение химического и таксономического разнообразия хемофоссилий тесно связано с проблемами возникновения и развития жизни, а также с происхождением горючих ископаемых, особенно нефти. Биологический фактор в формировании нефти долгое время отрицали, считая ее только хемогенной. Успехи в изучении хемофоссилий доказывают обратное. Хемофоссилии являются объектом изучения биохимии и молекулярной палеонтологии.

В зависимости от размеров ископаемых можно выделить (рис. 2 и 3): макрофоссилии (более 1 мм), микрофоссилии (десятые и сотые доли миллиметра) и нанофоссилии (сотые доли миллиметра и менее).

За фоссилии, кроме перечисленных форм сохранности, иногда принимают различные минералогические и литологические образования, получившие название *псевдофоссилии* (греч. pseudos — ложь). Разрозненные игольчатые минералы ошибочно описывают как спикулы губок, лучистые минеральные агрегаты — как колониальные кораллы, марганцевые дендриты — как растения, округлые желваки осадочного происхождения — как медузы и т.д.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПОРОДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ИСКОПАЕМЫХ

Породообразующими называются ископаемые, которые составляют 30–40% и более от общего объема отложений. В образовании органогенной породы принимают участие как скелетные остатки, так и продукты жизнедеятельности, т.е. эуфоссилии и копрофоссилии. Иногда такие породы называют биолитами. Непременным условием породообразования является «скученный» характер обитания организмов. Таким свойством обладают в основном прикрепленные, малоподвижные и зарывающиеся формы, образующие заросли, банки, «луга», рифы и любые другие массовые поселения. Уже при жизни подобные организмы составляют основную часть биоценоза. Среди живущих в толще воды планктонных и нектонных организмов породообразующую роль играют те, которые обитают «стаями». Для континентальных организмов необходимы те же предпосылки. Органогенные породы могут возникать и за счет переноса первично единичных скелетов, образующих вторичные скопления в различных понижениях рельефа.

Состав скелетов ископаемых может быть минеральным, минерально-органическим и органическим. Среди минеральных скелетов наиболее распространены известковые, кремневые и фосфатные, образующие соответствующие по составу породы. Особенно много органогенных пород известкового (=карбонатного) состава ($CaCO_3$): известняки, мергели, писчий мел, первичные и вторичные доломиты. Для названия органогенных пород, в отличие от хемогенных, используют прилагательное от латинского (греческого) названия той группы организмов, которая является основным породообразователем. Среди органогенных известняков и мраморов, образованных скелетами животных, наиболее распространены фораминиферовые, коралловые, строматопоровые, археоциатовые, губковые, серпулитовые, гастроподовые (птероподовые, спирателловые и др.), цефалоподовые, остракодовые, мшанковые, брахиоподовые и криноидные. Известковые породы,

состоящие из скоплений раковинок двустворок, обычно называют ракушечниками (ракушняками), устричными горизонтами, рудистовыми известняками.

Скопления костей и скелетов позвоночных называют нейтрально — «костеносные слои». Растения, имеющие карбонатные скелеты, дают начало известнякам — водорослевым, литотамниевым, харовым и кокколитовым (писчий мел). Органогенные известняки могут возникать и как конечные продукты жизнедеятельности цианобионтов и бактерий. От них остаются слоистые пластовые, желваковые, столбчатые, концентрические и «фигурные» образования — строматолиты, онколиты и катаграфии.

Для скоплений измельченных известковых скелетов и раковин различных систематических групп используют название «органогенный детрит». Обугленные остатки растений неопределимого систематического состава называют растительным детритом.

Минеральные скелеты кремневого (опалового — SiO_2nH_2O) состава встречаются реже, чем карбонатного. Они известны у одноклеточных животных (радиолярии, солнечники), у многоклеточных примитивных животных (губки), а также у низших одноклеточных водорослей (диатомовые и кремневые жгутиковые). Они образуют биогенные силициты. Кремневые породы — радиоляриты — состоят из скелетиков радиолярий, спонголиты — из спикул губок, диатомиты — из створок диатомовых водорослей. В каждой из перечисленных пород могут принимать участие кремневые скелеты других групп организмов. Так, в диатомитах иногда встречается небольшое количество радиолярий и спикул губок. А все они могут встречаться в таких биогенно-хемогенных породах, как трепел и опока.

Фосфатные скелеты в чистом виде встречаются редко, но фосфаты кальция ($CaPO_4$ — в простейшем случае) как примесь или основная составляющая известны у многих организмов. Фосфаты кальция обнаружены у бактерий, грибов, книдарий (статолиты медуз и оболочки конулярий), червей, членистоногих, моллюсков, брахиопод, мшанок, иглокожих и позвоночных (конодонты, зубы акул, зубы и кости млекопитающих). Благодаря концентрации биогенного фосфата возникают месторождения фосфоритов. В Эстонии, например, источником биогенного фосфорита являются фосфорито-хитиновые раковины брахиопод ордовикского рода Obolus s.l. (оболовые песчаники). В Подмосковье (например, в Лопатинском карьере) центрами фосфоритизации являются раковины позднеюрских аммоноидей. Фосфатная составляющая сконцентрирована в виде конкреций, желваков, оолитов и пластовых тел.

Минеральные скелеты всегда имеют органический матрикс, а также содержат элементы-примеси K, Mg, Ba, Si, Fe, Mn, Na, Ti,

F, Zn, Pb, Cu, Sr и др. В настоящее время обнаружены около 40 минералов, входящих в состав различных скелетов (табл. 1).

Кроме известковых и кремневых скелетов известны и такие экзотические, как целестиновые ($SrSO_4$), встречающиеся у акантарий (одноклеточные). Несмотря на то что при жизни акантарии образуют скопления, они не стали породообразующими, так как их игольчатые скелетики после отмирания растворяются в воде, не попадая в осадок.

За счет жизнедеятельности бактерий образуются железистые, марганцевые, медистые и сульфидные месторождения, такие как железистые кварциты (джеспилиты) Кривого Рога, медистые песчаники Джезказгана. Бактерии участвуют в накоплении бокситов и фосфоритов.

Органические скелеты построены в основном углеводами, белками и жирами. Среди органических скелетов наиболее распространены хитиновые, хитиноподобные, шелкоподобные (спонгин), роговые и целлюлозные. Они образуют оболочки бактерий и цианобионтов, панцири, раковины и скелеты животных, а также ткани, оболочки спор и пыльцы растений. В органическом породообразовании самую большую роль играют высшие растения. Их массовые скопления при определенных процессах захоронения приводят к возникновению горючих ископаемых (каустобиолитов), таких как торф, уголь, горючие сланцы, нефть и газ. Происхождение нефти и газа связано с глубоким разрушением первичного органического состава, вызванным как жизнедеятельностью бактерий и цианобионтов, так и геологическими процессами. За счет жизнедеятельности высших растений образуются смолы (янтарь).

Необходимо отметить и рельефообразующую роль ископаемых и современных организмов, создающих рифовые постройки различного типа: береговые и барьерные рифы, атоллы, биостромы, биогермы и др. Рифовые постройки имеют сложное строение. Они состоят из комплекса взаимозамещающих известковых пород: органогенных, обломочно-органогенных и хемогенных.

Рифовые постройки возвышаются в рельефе в виде гряд, холмов и других поднятий. Их превышение над синхронными образованиями может быть довольно значительным. В образовании ископаемых и современных рифов принимают участие различные организмы (рис. 4). При восстановлении условий образования коралловых построек необходимо иметь в виду, что они могут быть и глубоководными. Иначе появляются ложные палеоэкологические и тектонические реконструкции. Основное отличие глубоководных от мелководных коралловых рифовых тел заключается в отсутствии растений и волновой эрозии. В результате цементом в глубоководных коралловых постройках служит известковый

Таблица 1

Распространение биогенных минералов у прокариот и эукариот (Лоуэнстам, 1984, с упрощением и дополнениями)

Прокариоты и эукариоты / Минералы		Бактерии	Цианобионты	Грибы	Растения									Животные											
														одноклеточные			многоклеточные								
					динофлагелляты	диатомовые водоросли	бурые водоросли	красные водоросли	зеленые водоросли	золотистые водоросли	харовые водоросли	моховидные	высшие растения	саркодовые	ресничные	акантарии	губковые	книдарии	черви	моллюски	членистоногие	мшанки	брахиоподы	иглокожие	хордовые
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Карбонаты	кальцит $CaCO_3$	○	○	○	○			○	○	○	○	○	○	○			○	○	○	○	○	○	○	○	○
	арагонит $CaCO_3$	○		○			○	○	○	○			○	○			○	○	○	○	○	○			○
	витерит $BaCO_3$							○					○						○	○	○				○
	моногидрокальцит $CaCO_3 \cdot H_2O$	○																		○					○
	доломит первично-осадочный $CaMg(CO_3)_2$ с $(Ca,Mg)CO_3$																							○	
	аморфный водный карбонат			○														○	○	○	○				○
Фосфаты	апатит $Ca_5[PO_4]_3(F,Cl,OH)$																	○		○			○		○
	даллит (франколит)=карбонат-апатит	○		○									?		○										○
	хантит $Mg_3Ca(CO_3)_4$																								○
	брушит $Ca[HPO_4] \cdot 2H_2O$																			○					

Фосфаты	фосфат ортокальциевый $CaPO_4$													?				O							O
	пирофосфат кальция																			O					
	аморфный представитель даллита																			O	O	O			O
	аморфный представитель брушита																			O					
	витлокит $Ca_3(PO_4)_2$																		O	O					
	аморфный Fe-Ca-фосфат																		O	O				O	
Галоиды	флюорит CaF_2																			O	O				
	аморфный представитель флюорита																			O					O
Оксалаты	уэвеллит $CaC_2O_4 \cdot H_2O$			O					O		?	O	O								O				
	уэдделит $CaC_2O_4 \cdot 2H_2O$			O									O							O				O	O
	глушинскит $MgC_2O_4 \cdot H_2O$			O																					
Нитраты	кальциевый нитрат $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$																				O				
Сульфаты	гипс $CaSO_4 \cdot 2H_2O$								O			?	O					O							
	целестин $SrSO_4$															O									
	барит $BaSO_4$								O		O			O											
Кремний	опал $SiO_2 \cdot nH_2O$				O	O	?			O			O	O			O		O	O	O			O	

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Оксиды, гидрооксиды железа	магнетит $FeFe_2O_4$	○							?											○	○				○
	гетит FeOOH																			○					○
	лепидокрокит FeOOH	?												?			○	○		○					
	ферригидрит $Fe_4O_5(OH)_2 \cdot 2{,}5H_2O$	○		○								○	○						○	○					○
	аморфный ферригидрит	○												○				?	○						○
	аморфный ильменит $FeTiO_3$																							○	
Оксиды, гидрооксиды марганца	тодорокит $(K,Ca,Mn^{2+})(Mn^{4+},Mn^{2+})_6O_{12} \cdot 3H_2O$	○																							
	бернессоит $(Na, Ca)\ Mn_7^{4+},(O, OH)_{14} \cdot 3H_2O$	○																							
Сульфиды	пирит FeS_2	○																							
	гидротроилит $FeS \cdot nH_2O$	○																							
	сфалерит ZnS	○																							
	вуртцит ZnS	○																							
	галенит PbS	○																							

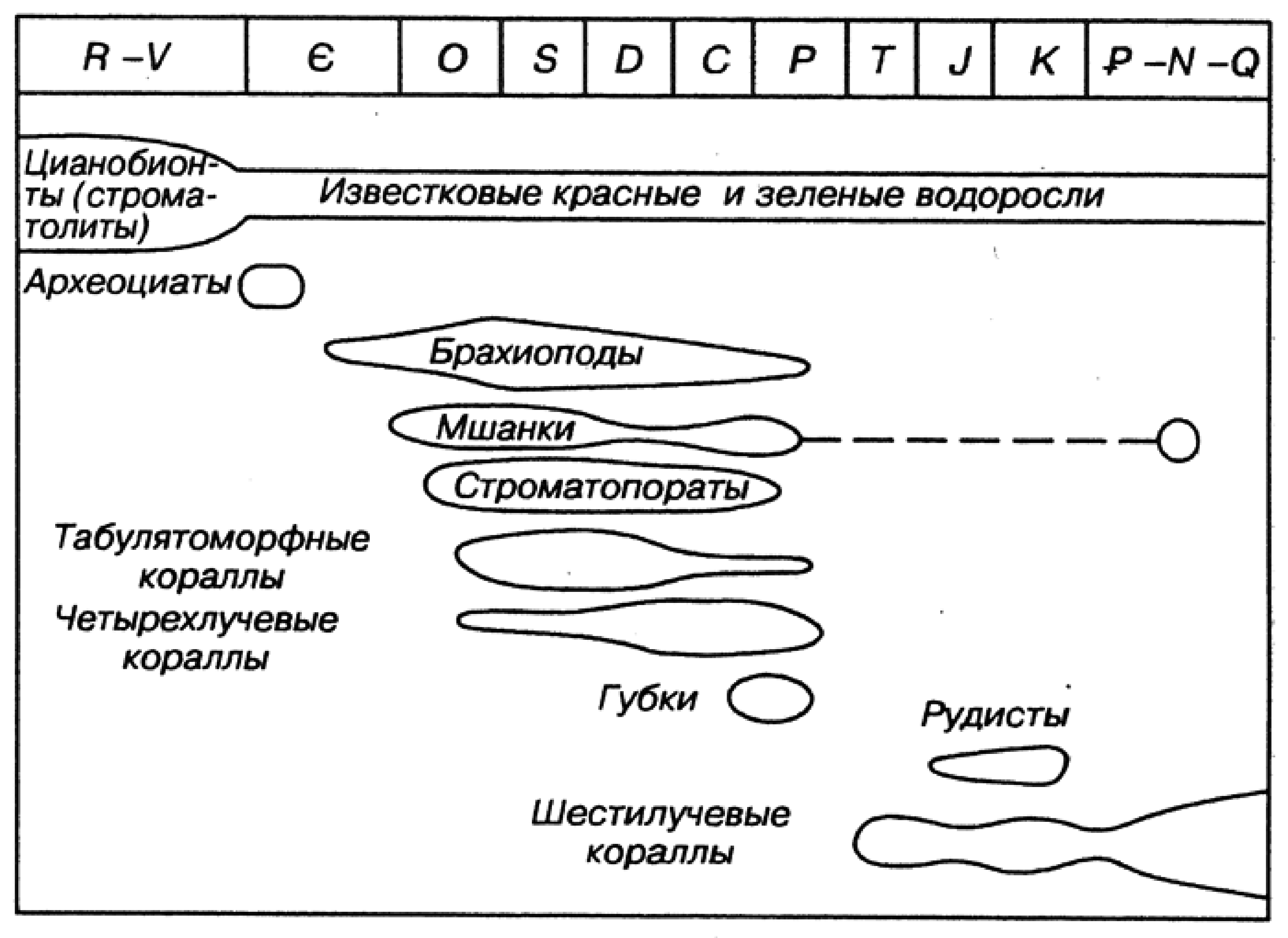


Рис. 4. Рифостроящие организмы прошлого и настоящего времени (Шеппард, 1987)

детрит животного происхождения, а в мелководных — детрит известковых водорослей и сами водоросли.

Ископаемые рифы служили коллекторами для нефти и газа, что позволяет рассматривать их в группе стратиформных месторождений. Кроме того, в ископаемых рифах могут накапливаться подземные пресные и минерализованные воды.

ИСТОРИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Ископаемые, или окаменелости, человек использовал начиная с палеолита. Об этом свидетельствуют находки ожерелий из фрагментов вымерших кораллов, а также окремнелые панцири ископаемых морских ежей, использовавшихся в ритуалах погребений, и другие археологические находки. Различные ископаемые упоминаются в преданиях, мифах и сказках. Так, белемниты называют «чертовы пальцы», в восточных сказках их рассматривают как ногти джинов; раковины фораминифер-нуммулитид в сказаниях о битвах Александра Македонского описывают как окаменевшие монетки.

Первые научные письменные документы об ископаемых организмах принадлежат древнегреческим естествоиспытателям и

философам, и прежде всего Ксенофану (VI–V вв. до н.э.) и Аристотелю (384–322 гг. до н.э.). Ксенофан впервые описал ископаемые листья, у которых он находил сходство с современным лавром. Наиболее выдающийся философ-натуралист древности Аристотель разработал одну из первых классификаций органического мира. Окаменелости ему были известны благодаря находкам в осадочных породах Греции. Он считал их остатками морских животных, сохранившихся в тех местах, где раньше было море. Спустя много столетий в XV–XVI вв. такой взгляд на окаменелости поддерживал Леонардо да Винчи (1452–1519). Одновременно в среде ученых существовали иные воззрения на окаменелости как на объекты, созданные богом, оставшиеся после библейского потопа, или как на «игру» природы (воздействие лунного света и т.д.).

В XVII—XVIII вв. начинаются интенсивные исследования в различных отраслях естествознания. Это привело не только к накоплению огромного фактического материала, но и к появлению различных идей, гипотез, методов и методик. Среди натуралистов того времени особое место занимает голландец А. ван Левенгук (1632–1723), которому принадлежит создание первого микроскопа. С появлением микроскопа перед учеными предстал новый мир неведомых ранее объектов и явлений. В XVIII в. практически одновременно работали трое блестящих ученых: в Швеции Карл Линней (1707–1723), во Франции Жорж Луи Бюффон (1707–1788) и в России М.В. Ломоносов (1711–1765).

Деятельность К. Линнея на протяжении нескольких десятилетий проходила в стенах Упсальского университета, в котором с 1741 г. он возглавлял кафедру ботаники. Помимо изучения растений, немало времени он посвятил и другим сторонам естествознания. Ему, в частности, принадлежат специальные исследования человекообразных. К. Линней ввел в научный обиход примерно 1000 терминов, большинство из которых было предложено им лично.

Этот выдающийся ученый знаменит прежде всего тем, что он предложил правила и процедурные приемы для классификации разнообразия организмов и на их основании создал единую систему животных и растений. Свои первые представления об этом он изложил в работе «Система природы», которая вышла в 1735 г. и насчитывала всего 13 страниц. А спустя двадцать с лишним лет, в 1758–1759 гг., увидела свет новая работа, имеющая то же название, но состоящая из двух томов, каждый из которых насчитывал более 800 страниц. Вершиной научной деятельности К. Линнея стал труд «Philosophia Botanica», вышедший в Стокгольме в 1751 г. и изданный на русском языке в 1989 г. В этой работе К. Линней уже высказал твердое убеждение, что классификация растений

должна основываться на типе плодоношения, а в современном понимании — на строении органов размножения — фруктификаций (см. рис. 56, 57). Нельзя забывать, что во времена Линнея систематика растений строилась по самым различным признакам, включая даже алфавитный. Работы К. Линнея заложили основу Зоологического и Ботанического кодексов номенклатуры, имеющих статус международных законов для биологов и палеонтологов.

Разносторонние интересы и выдающуюся роль К. Линнея в развитии естествознания высоко оценили его современники как в Швеции, так и за ее пределами. В 1740 г. он стал первым президентом Академии наук в Стокгольме, в 1754 г. его избрали почетным членом Петербургской Академии наук, а в 1763 г. — членом Королевского общества в Лондоне. К концу жизни он получил дворянство и приобрел право писать свою фамилию de Linné.

С именем Линнея связано выделение многих родов беспозвоночных. Например, им установлены Tubipora, Isis (кораллы); Serpula (кольчатые черви); Patella, Buccinum, Helix (гастроподы); Arca, Ostrea, Mytilus, Cardium, Pholas, Teredo (двустворчатые моллюски); Nautilus (головоногие) и т.д.

Научные исследования Ж. Бюффона нашли наиболее полное выражение в 44-томной «Естественной истории», издававшейся на протяжении 40 лет. Она принесла Ж. Бюффону мировую известность, что в немалой степени определялось блестящим и увлекательным стилем изложения.

Один из томов, носящий название «Эпохи природы», отражал взгляды Ж. Бюффона на историю Земли. Он считал, что окаменелости представляют остатки некогда живших животных и растений, а их разнообразие пытался объяснить их неодновременным существованием. Возраст Земли Ж. Бюффон оценивал в пределах от 6000 до 75 000 лет.

Начиная с 1739 г. Ж. Бюффон являлся директором Ботанического сада, основанного в 1626 г. королем Людовиком XIII и кардиналом Ришелье, а с 1640 г. получившего статус Королевского ботанического сада. При Людовике XV Ж. Бюффон получал достаточные средства на поддержание и расширение сада. Впоследствии многие французские натуралисты работали в этом ботаническом саду. Там же в ботаническом саду стоит памятник Ж. Бюффону с замечательной надписью: «Гению, по величию равному природе».

В России палеонтологические объекты стали специально собирать с начала XVIII в. для создания первого музея, известного под названием «Кунсткамера Петра Великого», послужившего прообразом большинства естественно-исторических академических музеев. В конце XVIII в. вице-президент Берг-коллегии А. Нартов

перевел с немецкого книгу «Валха Каменное царство». Вероятно, это было первое издание по палеонтологии на русском языке.

Основоположником естествознания в России стал М.В. Ломоносов, деятельность которого проходила в XVIII в. в царствование Анны Иоанновны, Елизаветы Петровны, Петра III и Екатерины II. Так же, как Аристотель и Леонардо да Винчи, М.В. Ломоносов считал, что ископаемые были обитателями прежних морских бассейнов. Причину гибели организмов М.В. Ломоносов видел в многократном чередовании водных и наземных условий, в результате чего захоронения морских организмов оказывались на суше. Неоднократное наступление и отступание моря он объяснял колебаниями «земной тверди». Во времена М.В. Ломоносова были известны находки «червяков и других гадин» в янтаре, и в работе «О слоях земных» он красочно описал, как они попали в смолу и окаменели. Возраст Земли М.В. Ломоносов оценивал в 400 000 лет. Надо сказать, что в XVIII в. подавляющее большинство ученых рассматривали ископаемых как остатки вымерших организмов. В это время актуальным стал и вопрос о развитии организмов, причинах их гибели и условиях захоронения.

Становление и развитие палеонтологии происходило в три этапа: додарвиновский, дарвиновский и последарвиновский. Этапы палеонтологии характеризуются господством того или иного мировоззрения. Так, в додарвиновский этап преобладало учение о неизменяемости видов, наиболее ярким выразителем которого был Ж. Кювье. Этому этапу предшествовало время первых описаний ископаемых организмов, выполненных в духе достижений и требований того времени. Например, у К. Линнея и в диссертации Х. Фогта (1745), посвященной ископаемым кораллам Балтики, где впервые были изображены силурийские гелиолитиды. Однако уже в додарвиновский этап Ж. Сент-Илэр и Ж. Ламарк высказывали идеи об изменяемости видов.

Додарвиновский этап палеонтологии (конец XVIII — середина XIX в.) связан с именами многих ученых, четверых из них считают родоначальниками основных научных направлений. Это английский инженер-геолог В. Смит (1769–1839; палеонтологический метод) и французские естествоиспытатели Ж.Б. Ламарк (1744–1829; палеозоология беспозвоночных), Ж.Кювье (1769–1832; палеозоология позвоночных), А. Броньяр (1801–1876; палеоботаника). Следует подчеркнуть, что изучение вымерших организмов с самого начала имело два аспекта: биологический (природа объекта) и геологический (нахождение ископаемых в определенной последовательности в земных слоях). Именно последняя особенность ископаемых в начале XVIII в. послужила основой для установления времени библейского потопа, а отсюда и возраста Земли.

Как индикаторы относительного возраста отложений ископаемые в самом общем виде были использованы профессором Горной академии в Саксонии А. Вернером (1750–1817), а позднее — детально, с внедрением в практическую деятельность — В. Смитом.

Инженер-геолог Вильям Смит в 1799 г. предложил два постулата: 1) слои, содержащие одинаковые окаменелости, являются одновозрастными; 2) слои, содержащие разные окаменелости, являются разновозрастными (рис. 5). Эти два положения были столь просты и очевидны, что сразу вызвали понимание современников. На основании этих положений В. Смит построил сводный стратиграфический разрез Англии, где выделил 23 последовательных слоя, а также составил геологическую карту, где разновозрастные слои раскрасил различными цветами. Эти принципы Смита для построения сводного разреза и геологической карты уже на протяжении 200 лет являются классическими и незыблемыми.

Расчленение и корреляция отложений в биостратиграфии, основанные на двух положениях Смита, также остаются классическими, но с очень существенной оговоркой. Второе положение Смита, как оказалось впоследствии, не столь просто и однозначно, как первое. Разные окаменелости могут быть одновозрастными, но принадлежать разным экологическим обстановкам. Данное принципиальное уточнение стало учитываться последующими учеными. Эта поправка ничуть не умаляет достижений В. Смита, и его справедливо считают основателем палеонтологического

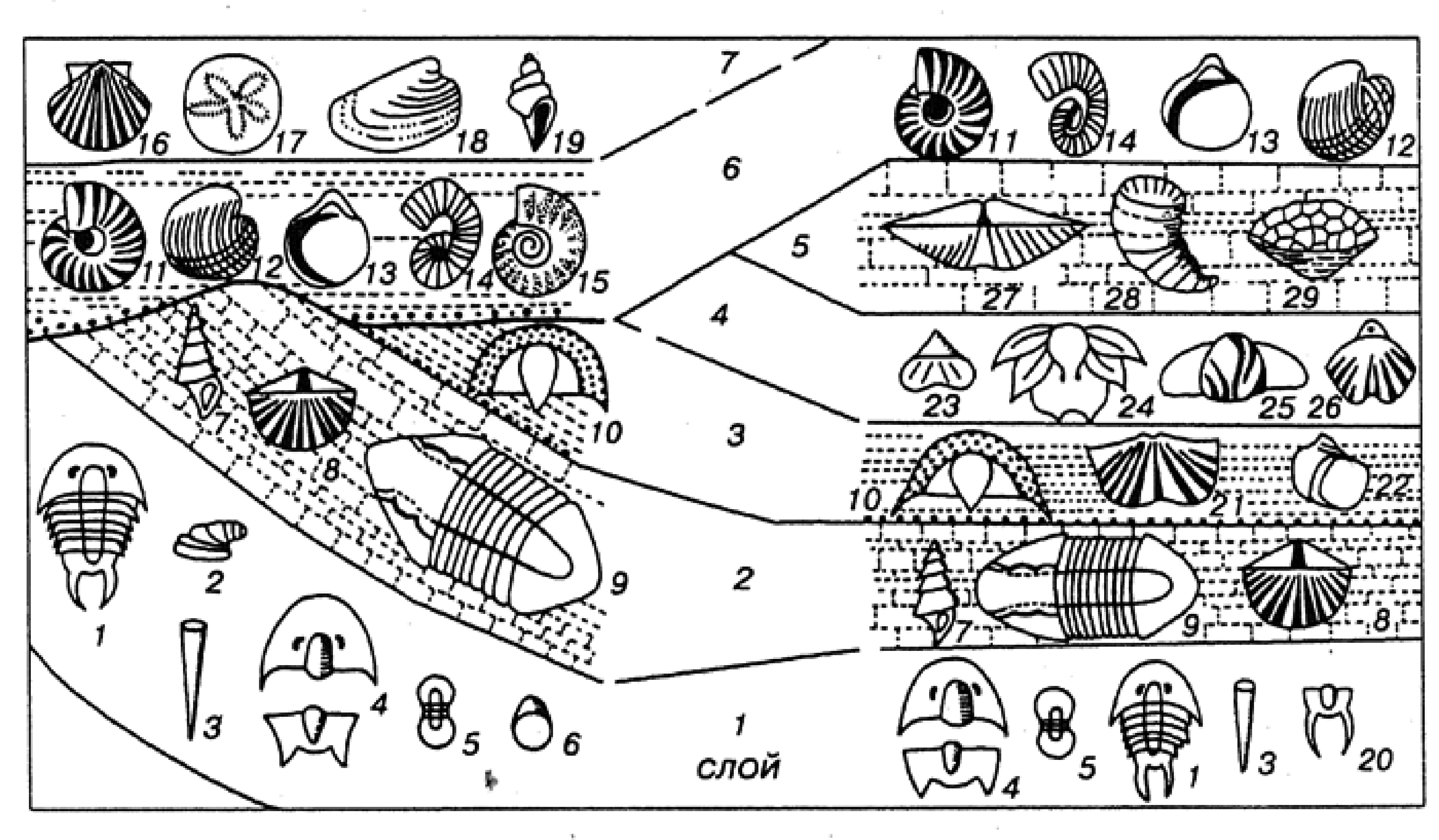


Рис. 5. Схема сопоставления двух разрезов по комплексам ископаемых (Moore, Lalicker, Fisher, 1952). Одинаковые ископаемые обозначены одинаковыми цифрами (1–29)

метода в геологии («метод Смита»). Таким образом, практическое применение ископаемых в геологии определило становление палеонтологии как науки.

Основы палеонтологии как науки были заложены почти одновременно тремя французскими натуралистами Ж.Б. Ламарком, Ж. Кювье и А. Броньяром.

Жан Батист Ламарк в молодости готовился к военной карьере, но в дальнейшем из-за состояния здоровья изменил свои планы и начал заниматься изучением растений. Его жизнь и работа на протяжении многих лет связаны с Королевским ботаническим садом Парижа, в котором в 1793 г. он получил место профессора естественной истории. После опубликования трехтомной сводки по флоре Франции (1778) Ламарк сконцентрировал свое внимание на зоологических объектах. Самыми знаменитыми трудами Ламарка являются «Система беспозвоночных животных» (1801), «Философия зоологии» (1809) и «Естественная история беспозвоночных животных» (1815–1822, 7 томов). Ж.Б. Ламарк не только развил идеи своих предшественников, в том числе Ж. Бюффона, о постепенных переходах между организмами, но и предложил новую трактовку истории органического мира.

Основные положения учения Ламарка: 1) виды существуют в течение определенного интервала времени и постепенно переходят один в другой; 2) общий путь истории развития органического мира — постепенное градуированное усложнение (развитие от низших к высшим) — принцип градации; 3) изменчивость видов, или приобретение новых признаков, связана с влиянием внешней среды и с упражнением или неупражнением органов (I закон Ламарка — закон изменчивости); 4) приобретенные изменения передаются потомкам и закрепляются через наследование (II закон Ламарка — закон наследования).

В истории естествознания Ламарк оставил очень глубокий след. Его главное достижение — создание первой эволюционной теории развития органического мира. Учение Ламарка получило название «ламаркизм» (по аналогии с дарвинизмом). Идеи Ламарка не получили поддержки у современников, многие считали его безумным. Ч. Дарвин в одном из писем писал: «Я почти убежден (в противоположность мнению, с которым я начал работу), что виды (это равносильно признанию в убийстве) не изменны... Выводы не так уж далеки от его (Ламарка) выводов, хотя способы изменений совершенно другие» (Избранные письма, 1950, с. 30). В настоящее время Ламарка считают одним из основателей учения об изменении видов и идейным предшественником Ч. Дарвина. Вопросы соотношения внешней среды, образа жизни, изменчивости и наследственности, поднятые Ламарком, до сих пор

актуальны. Ламарк начал подразделять животных на беспозвоночных и позвоночных, он также ввел термин «биология». Ламарк интенсивно изучал ископаемых беспозвоночных и включил их в «Учение о развитии органического мира».

С его именем связаны первые описания таких широко известных родов ископаемых беспозвоночных, как фораминиферы — Nodosaria, Lenticulina, Rotalia, Nummulites; кораллы — Catenipora, Favosites, Alveolites, Sarcinula, Calceola, Cyclolites, Stylina, Fungia; гастроподы — Turritella, Ampullina, Lymnaea; двустворки — Nucula, Cucullaea, Plicatula, Gryphaea, Modiolus, Cyprina, Diceras, Hippurites, Radiolites; аммониты — Turrilites, Baculites; морские ежи — Clypeaster и т.д. Таким образом, вклад Ламарка в изучение современных и ископаемых беспозвоночных животных столь велик, что его по праву считают основателем этих разделов зоологии и палеонтологии.

Жорж Кювье начал систематически заниматься естествознанием с 1795 г., почти одновременно с Ламарком, а в 1802 г. стал профессором сравнительной анатомии в том же Ботаническом саду Парижа, где работал Ламарк. Научная деятельность Ж. Кювье вызывала у современников неизменное признание и восхищение. Историю органического мира Кювье рассматривал совершенно иначе, чем Ламарк. Он, как и К. Линней, считал, что виды неизменны и постоянны. Вместе с тем Кювье видел, что ископаемые разных слоев отличаются друг от друга. Он предложил такое объяснение: отличия ископаемых от слоя к слою связаны с периодическими революциями, после которых старое исчезает и возникает новое; постепенных переходов не существует. Это объяснение сразу приобрело многочисленных сторонников.

Кювье в своих рассуждениях об изменениях органического мира использовал слово «революция» (лат. revolutio — переворот, перестройка), реже его эквивалент «катастрофа» (греч. katastrophe — переворот, поворот). Впоследствии его объяснение развития органического мира стали называть теорией катастроф. В дальнейшем понятие «катастрофа» перестали связывать с неизменностью видов, а стали использовать его в различных сочетаниях, обычно как «неокатастрофизм» и «экологические кризисы» — для объяснения массовых вымираний, особенно значительных на рубеже ордовика и силура, палеозоя и мезозоя, мезозоя и кайнозоя.

Кювье был блестящим ученым, и его положительное научное наследие велико, особенно в области сравнительной анатомии. Он добыл и проработал огромное количество фактов, которые он согласно своему девизу «назвал, классифицировал и описал». Более того, на их основании Кювье вывел целый ряд закономерностей и законов. Кювье считал, что все особенности животного

подразделяются на главные и второстепенные. Первые следует использовать для выделения наиболее крупных единиц, вторые — для более мелких, подчиненных им таксономических единиц. Основой классификации и систематизации должно быть морфологическое сходство.

С именем Кювье связан закон корреляции органов, заключающийся в том, что органы и функции организма взаимосвязаны и составляют целостную систему (I принцип Кювье), соответственно приспособленную к определенным условиям существования (II принцип Кювье). На основании закона корреляции он восстановил строение многих ископаемых позвоночных. Кювье ввел в биологию понятие «план строения», которому подчиняется разнообразие организмов. Он выделил четыре плана строения (позвоночные, моллюски, членистые и зоофиты, или радисты), предложив для них таксономическую единицу «тип», а также разработал общую систематику животных.

Кювье является основоположником палеозоологии позвоночных. Им описаны и реконструированы многочисленные ископаемые позвоночные, в том числе впервые установлены роды: Semnopithecus (обезьяны), Lagomys (зайцеобразные), Allactaga (тушканчиковые), Eligmodontia (хомяковые), Mephitis (скунсы), Mastodon (хоботные) и т.д. Кювье сгруппировал ископаемых и современных позвоночных в четыре фауны: 1) пресмыкающиеся, 2) палеотерии, анаплотерии, 3) млекопитающие мастодонты, мамонты, мегатерии, 4) современные виды плюс человек. Сравнительно-анатомические и палеонтологические работы Кювье, а также установленные им закономерности были тщательно учтены Ч. Дарвином и сыграли положительную роль в развитии эволюционного учения.

Этьен Жоффруа Сент-Илэр (1772–1844) — французский зоолог, последовательный эволюционист, современник Ламарка; коллега, соавтор, а затем идейный противник Кювье. В 1793 г., когда было принято решение Конвента о создании при Национальном музее естественной истории 12 кафедр, Жоффруа Сент-Илэр в возрасте 21 года получил предложение возглавить кафедру зоологии позвоночных. Спустя два года, в 1795 г., он пригласил на эту кафедру Жоржа Кювье и в том же году они издали две совместные работы, посвященные классификации млекопитающих и теории органов. Плодотворным явилось четырехлетнее пребывание в Египте, когда в 1798–1801 гг. Жоффруа Сент-Илэр в составе группы ученых сопровождал Наполеона. Позднее, в 1808 г., он был направлен в Португалию с заданием пополнить коллекции Национального музея Франции, а на следующий год возглавил кафедру зоологии в университете. Многие годы Жоффруа Сент-Илэр

трудился совместно с Кювье, завершение этих работ (1819–1837) нашло отражение в «Естественной истории млекопитающих».

Научное наследие Жоффруа Сент-Илэра многогранно. Ему принадлежат исследования в области сравнительной анатомии и эмбриологии; он создал теорию аналогов и разработал в противоположность Кювье учение о едином базисном плане организации всех типов животного мира; уделял большое внимание изучению уродств и аномалий, особенно их проявление на эмбриональных стадиях, считая, что это может привести к новым формам в более позднем возрасте.

В то же время основной причиной изменений в строении живых существ Жоффруа Сент-Илэр, подобно Бюффону и Ламарку, считал изменение внешней среды. В историю естествознания он вошел прежде всего как последовательный эволюционист, выступивший с критикой взглядов Кювье. Уже в 1802 г. Жоффруа Сент-Илэр и Ламарк заложили основные положения эволюционной теории.

В 1830 г. в Парижской Академии наук состоялся публичный диспут, на котором Кювье критиковал Жоффруа Сент-Илэра за единый план строения и причинное толкование явлений, в то время как его противник выступал против четырех изолированных типов строения животного мира Кювье, а главное, отстаивал эволюционный взгляд на развитие живой природы. Этот научный спор между трансформистами и катастрофистами завершился победой Кювье, и на долгие годы во Франции наступил период господства идеи о неизменяемости видов и объяснения изменения живой природы катастрофическими преобразованиями. Спустя 30 лет, когда был опубликован труд Ч. Дарвина (1859), именно во Франции, где ранее работали такие блестящие эволюционисты, как Бюффон, Ламарк и Жоффруа Сент-Илэр, идеи Дарвина с большим трудом находили своих сторонников.

После нашумевшего диспута 1830 г. Кювье прожил всего два года. Многолетний совместный труд о млекопитающих, о чем говорилось выше, Жоффруа Сент-Илэр завершил без него.

Адольф Броньяр на протяжении всей жизни целенаправленно занимался изучением растений. Его основные труды посвящены кайнозойской растительности. С его именем связано становление палеоботаники, т.е. палеонтологии растений. Броньяр предложил первую единую систематику растений, проследил и описал историю развития растений прошлых геологических эпох (1828–1838).

Ламарк, Кювье и Броньяр использовали ископаемых для определения относительного возраста вмещающих отложений и реконструкций условий обитания (глубина бассейна, палеоклимат). Они также давали оценку продолжительности существования Земли как планеты.

Додарвинский период становления палеонтологии в России связан прежде всего с именами Х. И. Пандера, П. М. Языкова и Г. И. Фишера фон Вальдгейма. Х. Пандер палеонтологически обосновал стратиграфию кембрия и ордовика окрестностей Петербурга и сделал 200 рисунков ископаемых (1830). Он открыл также новую группу микроскопических ископаемых — конодонты, которые приобрели чрезвычайно важное стратиграфическое значение в современных исследованиях палеозоя. П. М. Языков (1832) на основании изучения конкретных разрезов и распределения в них ископаемых впервые разработал стратиграфию юры и мела Поволжья. Он ввел в научную литературу русские эквиваленты иностранным терминам и латинским названиям, такие как ярус, брюхоногие, головоногие моллюски, плеченогие.

Г. И. Фишер являлся профессором Московского университета и занимался биостратиграфией и фауной палеозоя и мезозоя Подмосковья (1837). Он впервые описал такие известные ископаемые роды, как фораминиферы — Fusulina, Streblus; кораллы — Chaetetes, Halysites; двустворки — Amphidonta; брахиоподы — Choristites и т.д. Фишер организовал при Московском университете Московское общество испытателей природы — МОИП (1806) и был его первым президентом. Учрежденное им в начале прошлого века общество и сейчас активно продолжает свою деятельность. При обществе была создана библиотека, функционирующая и в настоящее время. Она содержит уникальные старинные издания по естествознанию, в том числе и первую книгу по палеонтологии на русском языке. Книга была опубликована по поручению Екатерины II и посвящена ей.

Первые два учебника были изданы в России в начале XIX в.: по палеозоологии беспозвоночных — «Конхиология...» (греч. conche — раковина) и палеоботанике — «Сокращенное руководство к систематическому определению ископаемых растений...», написанные Я. Г. Зембницким (1831, 1833). Зембницкий перевел многие латинские и латинизированные термины и названия родов и видов, приведя для них русские эквиваленты (например, Lepidodendron — чешуедрев, Sphenopteris — клинокрыл).

Постепенно изучение ископаемых в России в XIX в. приобрело биологический характер, но биостратиграфическая направленность при этом обязательно сохранялась (К.Ф. Рулье, Э.И. Эйхвальд и др.). К. Ф. Рулье (1814—1858) был сторонником изменяемости видов. Изучая ископаемых Подмосковья, он подчеркивал неразрывность истории развития живой и неживой природы. Рулье дал впервые палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции юры Подмосковья. Э. И. Эйхвальд (1795–1876) описал коллекцию ископаемых России, включающую беспозвоночных, позвоночных

и растения всего фанерозоя. Он издал книгу под названием «Палеонтология России» на русском и французском языках (1860–1868). Экспозиция коллекции Эйхвальда, явившаяся первым единым собранием ископаемых России, была развернута в Петербургском университете, где она находится и в настоящее время. Ценность коллекции была ясна уже современникам, недаром миллионер Дж. Пибоди хотел приобрести ее для американского музея.

Дарвиновский этап палеонтологии (середина — конец XIX в.). Теоретические и практические достижения палеонтологии как науки тесно связаны с общими успехами биологии. К середине XIX в. биологи установили ряд закономерностей в строении и развитии живого, в том числе (кроме упомянутых выше): отсутствие резкой границы между животным и растительным миром (Ж. Бюффон); клеточное строение, становление зародышевых листков (Х. Пандер); закон соответствия зародышей высших и низших животных и закон о последовательности закладки признаков в эмбриогенезе от общих к частным (К. М. Бэр); значение изменчивости и наследственности в выведении новых разновидностей растений и животных и т.д.

Чарльз Дарвин (1809–1882) родился в семье врача. В годы учебы в гимназии у него проявилась любовь к природе и коллекционированию минералов, растений, насекомых, раковин и пр. Два года занятий на медицинском факультете Эдинбургского университета (1825–1827), а затем на богословском факультете в Кембридже не завершились выбором профессии. Пересилил интерес к живой природе, совместные экскурсии со знакомыми натуралистами, наблюдения над животными и растениями. Большое влияние на дальнейшую судьбу Ч. Дарвина оказал профессор ботаники Кембриджского университета Д. Генсло, который был учителем и другом Ч. Дарвина. К планомерным работам по естествознанию Ч. Дарвин приступил в 1831 г., когда по рекомендации Генсло был принят в качестве коллектора на научно-исследовательский корабль «Бигль» для участия в кругосветном путешествии. Материалы пятилетнего плавания определили направление всех дальнейших работ Дарвина и легли в основу его учения, названного впоследствии теорией эволюции, или дарвинизмом.

Дарвин установил, что эволюция, т.е. процесс исторического развития органического мира, может происходить только при сочетании трех непременных условий: изменчивости, наследственности и естественного отбора. Эта триада условий является целостным движущим фактором эволюции. Так, если предположить, что отсутствует изменчивость, то естественный отбор будет проявлять себя альтернативно: или все уничтожать, как неприспособленное к существованию, или все сохранять, но до определенного

времени, пока не изменятся условия. В любом случае развития не происходит. В действительности наблюдается непрерывное развитие органического мира, выражающееся в появлении и вымирании различных групп организмов, образующих пространственные и временные биоценозы и биоты, определяющие развитие биосферы в целом.

Полный вариант теории Дарвина был опубликован в 1859 г. в его книге «Происхождение видов». Для разработки эволюционного учения он привлек и палеонтологический материал. Выводы, к которым пришел Дарвин, многочисленны и разнообразны; укажем следующие: 1) если вид однажды исчез, то он не возникнет вновь (закон о необратимости эволюции); 2) более специализированная организация потомков, лучше приспособленная к окружающей среде, приводит ко все более усложненным формам (причина прогрессивной эволюции); 3) определенные организмы могут существовать в определенных условиях, поэтому эволюция является по своей сути приспособительной, скоррелированной с условиями обитания (адаптивная эволюция); 4) расхождение, или дивергенция, признаков происходит путем расщепления признаков от одной предковой формы (монофилетическая эволюция); 5) в ископаемом состоянии сохраняется незначительное число организмов (неполнота геологической летописи).

Теория Дарвина явилась мощным импульсом к дальнейшим исследованиям в этом направлении, позволившим обосновать, детализировать и раскрыть ряд неизвестных ранее закономерностей, а некоторые заключения в дальнейшем пересмотреть. Но незыблемым осталось основное содержание эволюционной теории, заложенной Дарвиным: развитие органического мира осуществляется через триаду — изменчивость, наследственность, отбор. Непосредственно после выхода в свет «Происхождения видов» самым настойчивым пропагандистом и защитником теории Дарвина стал Т. Г. Хаксли (Huxley, 1825–1895). И это несмотря на то, что ранее Хаксли придерживался взглядов Линнея и Кювье о неизменяемости видов. К научным заслугам Хаксли следует отнести: установление родственных связей между медузами и полипами, доказательство происхождения птиц от пресмыкающихся, опровержение гипотезы, в соответствии с которой череп позвоночных произошел от видоизмененных позвонков, и ряд других научных положений.

Дарвинский этап развития палеонтологии характеризуется фактическим обоснованием теоретических положений эволюционной палеонтологии. Во второй половине XIX в. трудилась блестящая плеяда естествоиспытателей: В. Вааген, М. Неймар, В. О. Ковалевский, Л. Долло и др. Особое внимание было обращено на

послойное изучение ископаемых, что позволило построить филогенетические ряды развития вымерших животных. Одна из таких работ была проведена В. Ваагеном (Waagen, 1869) по юрским аммонитам; он различал изменчивость организмов в пространстве (разновидность) и их изменения во времени (мутации, термин Ваагена). Смена мутаций, как считал Вааген, может служить основой зональной шкалы.

Эволюционную теорию Ч. Дарвина поддержал и подкрепил собственными исследованиями венский палеонтолог и геолог М. Неймайр (1845–1890). Он показал изменяемость видов на раковинах брюхоногих моллюсков, последовательно собранных из неогеновых отложений Западной Славонии (Югославия). Временной ряд форм рода Paludina отчетливо иллюстрирует как унаследованность формы и скульптуры при переходе от одной формы к другой, так и резкое отличие крайних членов этого ряда (рис. 6). Причиной изменчивости М. Неймайр считал влияние окружающей среды. «Ни в одной области естествознания учению о происхождении видов не суждено оказать большего влияния, как в палеонтологии, которая призвана дать историю органической жизни и наблюдать постепенное развитие ее» (Неймайр, 1898, с. 6).

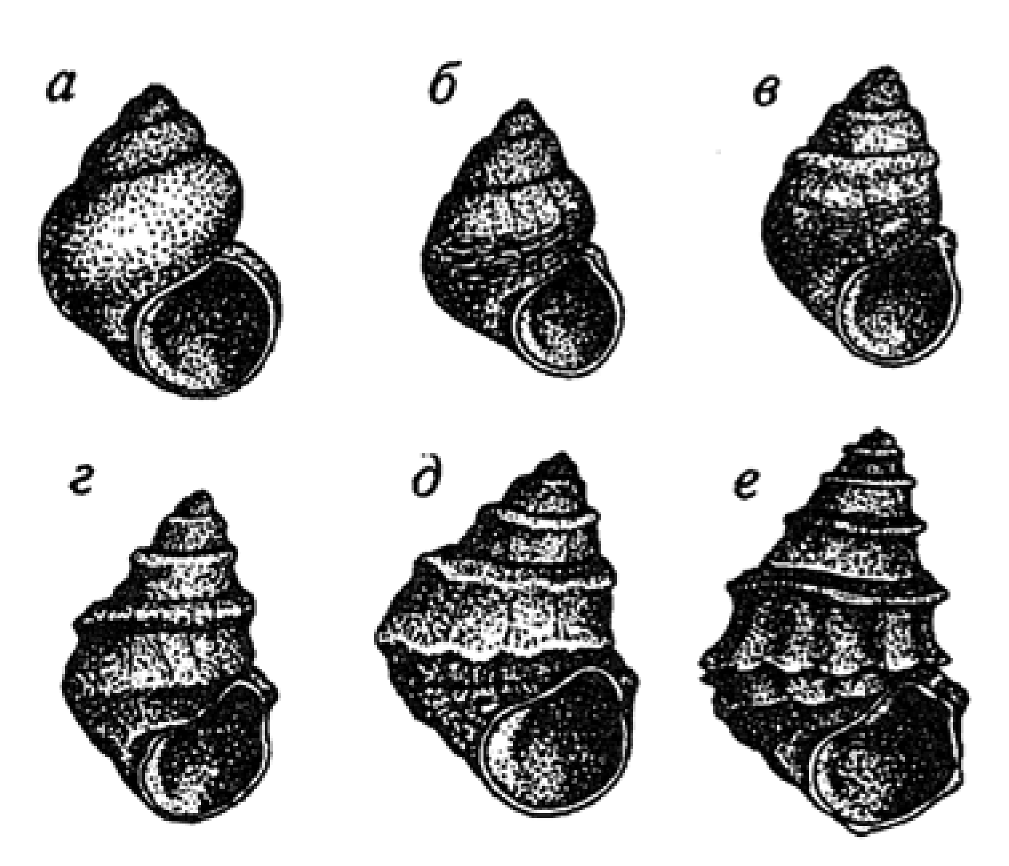


Рис. 6. Последовательный ряд мутаций раковин гастропод (*а–е*) из палюдиновых слоев неогена Западной Славонии (Неймайр, 1903, с упрощением)

Одним из первых русских ученых, который воспринял учение Ч. Дарвина, был В. О. Ковалевский (1842–1883). Для подтверждения дарвиновской теории он использовал палеонтологические данные. Объектом исследования В. О. Ковалевского явились ископаемые копытные, при изучении которых затрагивались проблемы морфофункционального анализа скелетных остатков, выявлялись связи между строением скелета животного со средой обитания, закладывались основы науки, позднее названной «палеоэкология». В. О. Ковалевский разработал новую классификацию копытных, доказывая их происхождение от общего предка (принцип радиации). Во всех его исследованиях вопросы о факторах эволюции рассматривались с точки зрения естественного отбора. В. О. Ковалевского считают одним из основателей эволюционной палеонтологии.

В области палеонтологии позвоночных последователем В.О. Ковалевского был бельгийский исследователь, убежденный дарвинист Л. Долло (1857–1931). Одна из его работ — «Законы эволюции» (1893) — содержала теоретические обобщения, развивавшие эволюционную палеонтологию и подкреплявшие учение Дарвина. Л. Долло сформулировал мысль о прерывистости эволюции, т.е. о наличии в ходе развития резких скачков. Свою мысль он пояснил следующим образом. Увеличение длины тела позвоночных может идти как за счет вытягивания отдельных позвонков, так и за счет возрастания числа позвонков. Во втором случае постепенность исключена, возможно лишь скачкообразное развитие. Вторая высказанная Л. Долло закономерность сводится к тому, что организм после прохождения определенного цикла непременно вымирает. Широкому кругу естествоиспытателей Л. Долло известен как автор закона о необратимости эволюции, т.е. о невозможности возврата потомков к состоянию, характерному для предков. Впоследствии появились факты, указывающие на возможность частичного возврата предковых структур у некоторых потомков.

После организации в 1882 г. Геологического комитета, во главе которого стал выдающийся геолог и палеонтолог А. П. Карпинский, было начато систематическое изучение геологического строения территории России. Оно сопровождалось тщательным изучением ископаемых. Исследования на юге России и в Сибири положили начало накоплению отечественного материала по ископаемым позвоночным.

Последарвиновский этап палеонтологии (XX в.). Достижения в развитии эволюционного учения в XX в. многообразны и значительны. Следует только иметь в виду, что триада Дарвина — изменчивость, наследственность, естественный отбор — осталась базисной при разработке любого эволюционного учения.

Появление новых теорий эволюции опирается на исследования по генетике, молекулярной биологии, цитологии, биохимии, биофизике, эмбриологии, экологии, популяционной биологии и т.д. Новые теории эволюции объясняют конкретные механизмы, пути, формы и темпы проявления всей триады Дарвина или одного–двух ее факторов нередко на примере какой-нибудь определенной группы органического мира.

Новые объяснения не всегда совпадают с разъяснениями Дарвина. Так, русский ученый Л. Берг (1922) утверждал, что эволюция идет на основе закономерностей (номогенез), а не случайностей, как полагал Дарвин. Из многих положений теории номогенеза Берга отметим следующие: 1) эволюция идет через изменение почти всего состава особей, а не трансмутации его отдельных представителей; 2) онтогенез и филогенез протекают по одним и тем

же законам, а именно: одни признаки «повторяют прежние стадии, другие предваряют будущие»; 3) развитие органического мира не является монофилетичным.

Морфологические закономерности эволюции были тщательно проанализированы, описаны и классифицированы русским биологом А. Н. Северцовым (1931, 1939, 1945 и др.). Ему принадлежит дальнейшая разработка теории филэмбриогенеза. С именем А. Н. Северцова также связано раскрытие путей и способов биологического и морфофизиологического прогресса и регресса.

В создании синтетической теории эволюции принимали участие ученые многих стран, но ее крестным отцом считают американского палеонтолога Дж. Симпсона (1944, 1948, 1953). Синтетическая теория эволюции по существу базируется на универсальной триаде Дарвина, но конкретизированной и детализированной с позиций генетики и популяционной биологии. По Симпсону, основными факторами эволюции являются следующие семь: воздействие внешней среды, мутагенез, строение популяции, скорость смены поколений и их продолжительность, колебания численности, естественный отбор, репродуктивная изоляция. Целенаправленный (векторный) характер эволюции по синтетической теории обусловлен естественным отбором. Следует отметить, что перечисленные факторы тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, но в зависимости от реальных обстоятельств нередко кажется, что какие-то из них важнее других.

Во второй половине XX в. очень плодотворной оказалась идея использовать достижения кибернетики для объяснения многих явлений эволюции. В России кибернетические проблемы эволюции разработаны И. Шмальгаузеном и его школой (1968). Шмальгаузену принадлежит постановка вопроса об изменяющихся факторах эволюции (1966, 1974), а также разработка теории стабилизирующего и дестабилизирующего (преобразующего) отбора.

Развитие эволюционной палеонтологии тесно связано не только с успехами в биологии, но и с интенсивными геологическими исследованиями. Стала актуальной проблема подготовки специальных кадров. Во многих странах мира еще до второй мировой войны были созданы кафедры палеонтологии и соответствующие им институты, стали выходить палеонтологические журналы и другие периодические издания. Возникла необходимость систематизировать весь фактический материал по палеонтологии. Три страны: Франция, Советский Союз и Соединенные Штаты Америки издали соответствующие сводки: «Traite de Paleontologie» (3 тома, 1952–1953), «Основы палеонтологии» (15 томов, 1958–1964), «Treatise on Invertebrate Paleontology» (более 20 томов, 1953–1981). После ревизии отдельные тома американской сводки переиздаются.

5-2697

Одним из первых крупных организаторов палеонтологической науки и университетского палеонтологического образования в послереволюционной России был А. А. Борисяк (1872–1944). Научная деятельность А. А. Борисяка в области палеонтологии была посвящена изучению различных групп палеогеновых — четвертичных млекопитающих: копытных (носороги, «индрикотериевая» фауна Казахстана, лошади, халикотерии), хоботных, пещерных медведей, моржей и других животных из разных районов страны. На протяжении всей жизни А. А. Борисяк последовательно отстаивал взгляд на палеонтологию как на самостоятельную биологическую науку, а не только как на «служанку геологии» (палеонтологический метод), что нашло отражение в его научной, научно-организационной и учебно-организационной работе. В различные периоды жизни он трудился в Геологическом комитете, преподавал на кафедре палеонтологии (1898–1899), а позднее на кафедре исторической геологии (1911–1930) Ленинградского горного института, основал Палеонтологический институт АН СССР и руководил им (1930–1944) и кафедрой палеонтологии Московского университета (1939–1944). Педагогическая работа А. А. Борисяка неразрывно связана с созданием учебников по палеонтологии и исторической геологии, получивших широкое признание и выдержавших несколько изданий.

Ю. А. Орлов (1893–1966), достойный преемник А. А. Борисяка, был выдающимся ученым и крупнейшим организатором науки в Советском Союзе. С его деятельностью связаны дальнейшее развитие Палеонтологического института Академии наук и кафедры палеонтологии Московского университета, организация нового Палеонтологического музея, носящего ныне его имя, издание 15 томов «Основ палеонтологии» (1958–1964), учебника «Палеонтология беспозвоночных » (1962), основание «Палеонтологического журнала» (1958), организация многих крупных экспедиций, в одной из которых он открыл третичные фауны на реках Ишим и Иртыш. Научные интересы Ю. А. Орлова были связаны с палеоневрологией. Он показал, что у ископаемых животных по характеру развития разных долей мозга можно оценить степень обоняния, слуха (височные доли), интерпретацию звука (лобные доли), зрение (затылочная доля), ловкость и быстроту движений (полушария мозжечка). В своих работах Ю. А. Орлов также доказал, что слепки черепной коробки не полностью совпадают с объемом, формой и рельефом мозга, нередко они отражают также строение и внутреннюю скульптуру черепной коробки.

РАЗДЕЛЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Разделы палеонтологии отражают различные аспекты изучения ископаемых, а конечной целью всех разделов является реконструкция развития органического мира. Это определяет главную задачу палеонтологии как науки. Знание законов развития жизни приобретает все большее значение в связи с пониманием роли биосферы в развитии планеты. Прикладное использование палеонтологии связано с геологией, где палеонтологический метод определения относительного возраста пород до сих пор является основным для фанерозоя. Разделы палеонтологии тесно связаны друг с другом. Успехи (и ошибки) одного направления прямо или косвенно влияют на исследования и результаты других направлений.

Палеонтология (палеозоология) беспозвоночных занимается изучением всех ископаемых животных, за исключением хордовых. Беспозвоночные были выделены Ж. Б. Ламарком в начале XIX в. как систематическая категория Invertebrata в противоположность позвоночным — Vertebrata. В дальнейшем оказалось, что позвоночные являются частью типа хордовых и поэтому нельзя противопоставлять их как одноранговую категорию многочисленным типам беспозвоночных. Тем не менее термин «беспозвоночные» сохранился до сих пор как удобный и понятный. Среди ископаемых беспозвоночных известны следующие типы: саркодовые, ресничные, губковые, археоциаты, книдарии, гребневики, черви (кольчатые, плоские, приапулиды и др.), моллюски, членистоногие, мшанки, брахиоподы, иглокожие, полухордовые, погонофоры, конодонтофориды.

Палеонтология беспозвоночных изучает биологическое разнообразие и его изменение во времени и в пространстве. Биологическое разнообразие устанавливают через морфологию, определение систематического состава и построения новых классификаций и систем. Эта работа сопровождается изучением изменчивости и морфогенеза, морфофункциональным анализом, а также другими исследованиями, связанными с содержанием разнообразных разделов палеонтологии.

Палеонтология (палеозоология) позвоночных изучает тип хордовых, преимущественно один из его подтипов — позвоночные. Основоположником раздела является Ж. Кювье (начало XIX в.). Последовательность изучения и круг вопросов те же, что и в палеонтологии беспозвоночных.

Палеоботаника исследует ископаемые растения. Основоположником раздела был А. Броньяр (начало XIX в.). Определение систематического разнообразия растений более затруднено, чем животных, оттого, что разные части растений сохраняются обычно

раздельно. Они получают самостоятельные названия как представители разных организмов, тем самым искажая исходное систематическое разнообразие. Исследование спор и пыльцы (палинология, или спорово-пыльцевой анализ) показывает большее систематическое разнообразие, чем изучение других остатков растений. Грибы, минеральные продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов, а также оболочки бактерий до последнего времени рассматривали в разделе «Палеоботаника». Палеоботаника, как и *палеозоология*, кроме вопросов морфологии, систематики и реконструкции растений занимается историческими, тафономическими, палеогеографическими и другими исследованиями.

Раздел *«Палеонтологические проблематики»* или просто *«Проблематики»* рассматривает морфологию скелетов организмов неясного систематического положения с обязательным морфофункциональным анализом и указанием возможных родственников. Обособление «проблематик» в самостоятельный раздел связано с многочисленными дискретными микроскопическими остатками, выявленными преимущественно благодаря химическому препарированию (вторая половина XX в.). Проблематики микроскопических размеров представлены акритархами, хитинозоа, склеритами кембрийских организмов и т.д. Из макрофоссилий к проблематикам относят: афросальпингидеи, рецептакулиты, вольбортеллиды, стенотекоидеи и др. Перечисленные проблематики иногда предлагают называть «загадочными животными», «загадочными организмами» или «загадочными ископаемыми», так как их биологическое происхождение очевидно, а термином «проблематики» принято обозначать находки, биологическая сущность которых сомнительна и не доказана.

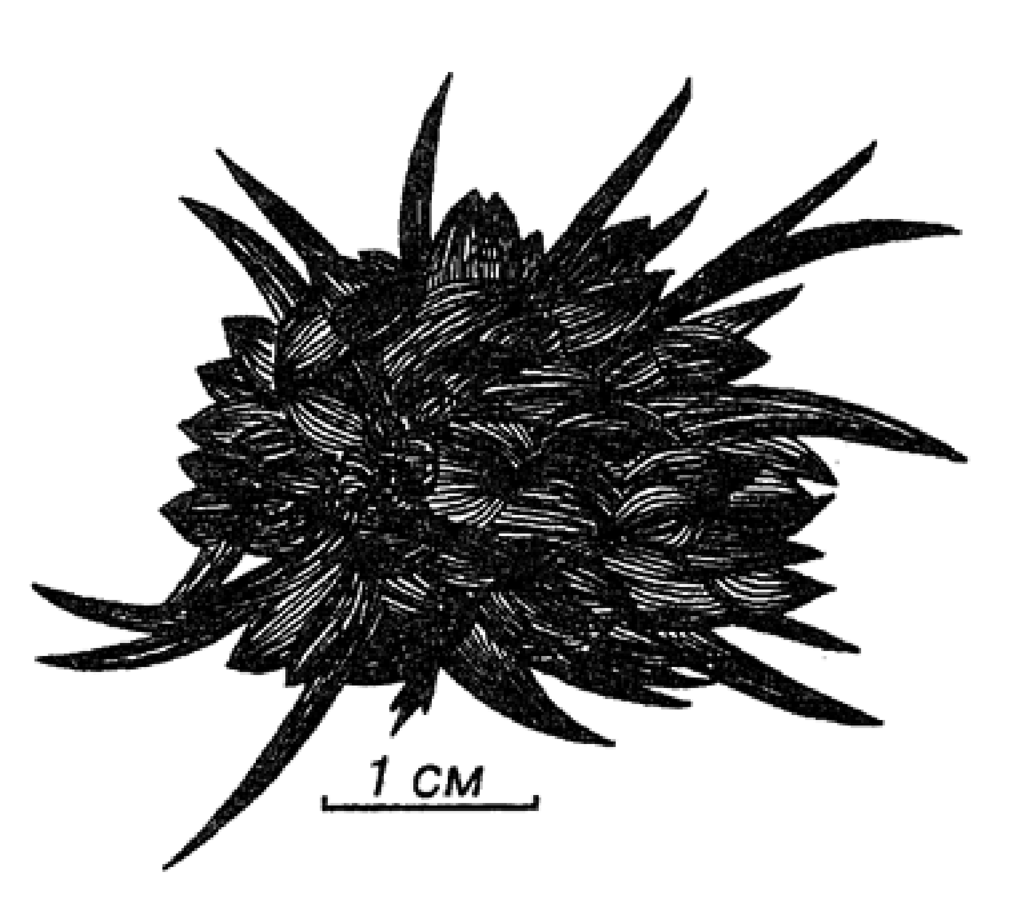


Рис. 7. Морфология «чешуй» животного неясного систематического положения. Канада, Британская Колумбия. Сланцы Бёрджес, средний кембрий (Conway Morris, Whittington, 1985)

Систематическое и морфотопографическое положение дискретных остатков загадочных групп иногда удавалось восстановить после находок макрофоссилий сравнительно полной сохранности. Так произошло после открытия конодонтоносителя. Находки организмов в среднем кембрии Британской Колумбии показывают, что различные загадочные «чешуи» могут принадлежать одному организму, а не разным (рис. 7).

Микропалеонтология изучает микро- и нанофоссилии. К ним принадлежат не только мелкие и мельчайшие организмы, но и части крупных животных и их стадии развития, имеющие микроскопическую размерность. Таким образом, объектом микропалеонтологии могут быть любые остатки организмов, требующие для своего изучения технических средств в виде луп и микроскопов. Но объектами преимущественного изучения стали немногие: среди животных — фораминиферы, радиолярии, тинтинниды, остракоды, конодонты, чешуи телодонтов, зубы мелких млекопитающих, отолиты рыб; среди низших растений — диатомовые водоросли, кремневые жгутиковые, кокколитофориды; среди высших растений — споры и пыльца; среди проблематик — акритархи и хитинозоа. Обособление микропалеонтологии как особого раздела связано с началом интенсивного бурения на нефть и газ в 30-х годах XX столетия. Микро- и нанофоссилии в керне скважин многочисленны, они отвечают условию «в малом объеме — максимум информации», в то время как макрофоссилии в керне фрагментарны и редки.

Раздел палеонтологии «*Докембрийская биота*» приобрел самостоятельность во второй половине XX в. после открытия эдиакарской бесскелетной фауны в Австралии, отвечающей по времени венду (= терминальный рифей). Вендскую фауну с самого начала стали изучать как биоту, т.е. как совокупность организмов определенного временного — пространственного отрезка. Понятие «докембрийская биота» сейчас шире, оно также включает организмы археозоя и раннего-среднего протерозоя.

Палеоэкология изучает среду обитания ископаемых организмов, которая складывается из взаимоотношений друг с другом (биотическая среда) и с неживой природой (абиотическая среда). Палеоэкология исследует как отдельные организмы и факторы среды, так и различные совокупности от экосистем палеобиоценозов и палеопопуляций до биосферы в целом. Особое внимание в последнее время в палеоэкологии уделяют рубежам, где происходили глобальные биологические перестройки, характеризующиеся массовостью и «внезапностью». Эти перестройки в зависимости от содержания принято называть биотическими событиями или палеоэкологическими кризисами.

Под *экогенезом* понимают изменение среды обитания и образа жизни в истории развития группы. Так, у головоногих моллюсков на протяжении палеозоя возросла доля пелагических представителей по сравнению с придонными. Брахиоподы в палеозое существовали в мелководье, а в настоящее время большинство обитает в более глубоководных участках, включая и батиаль.

Палеоневрология исследует соотношение, строение и функции различных отделов мозга и их эволюционные преобразования. Благодаря этому расшифровано поведение некоторых вымерших позвоночных. *Ихнология* изучает не только строение следов жизнедеятельности, но на основании их морфологии устанавливает разную степень сложности поведения животных.

Раздел «*Биоминерализация*», или «Биокристаллизация», возник в палеонтологии во второй половине XX в. На первом этапе исследований преобладало изучение химического вещественного состава скелетов. В настоящее время большинство работ посвящено структурно-морфологическим аспектам определенных уровней организации скелетной ткани (макроструктура, текстура, микроструктура, ультрамикроструктура). Большое внимание уделяют соотношениям органической матрицы с биокристаллами. Выяснение закономерностей скелетообразования в геологическом прошлом и в настоящее время является конечной целью исследований биоминерализации.

Палеофаунистика изучает совокупность животных, а *палеофлористика* — совокупность растений, обитавших в определенное время и в определенных климатических поясах, областях, провинциях и регионах. Кроме того, палеофаунистика и палеофлористика (флорогенез) исследуют происхождение и развитие фаун и флор во времени. Палеофаунистика и палеофлористика тесно связаны с палеобиогеографией.

Раздел «*Палеобиогеография*» занимается закономерностями пространственного распределения ископаемых животных (палеозоогеография) и растений (палеофитогеография) и их группировок. Палеобиогеография рассматривает пространственное распределение и в историческом аспекте, фиксируя изменения в распределении различных сообществ во времени.

Тафономия исследует закономерности перехода живого в ископаемое состояние. Основоположником тафономии является И. Ефремов (1940). Процесс перехода осуществляется через последовательный ряд совокупностей (рис. 8): от биоценоза (сообщество живых) к танатоценозу (сообщество мертвых) → тафоценозу (сообщество захороненных) → ориктоценозу (сообщество ископаемых). К тафономии примыкает *актуопалеонтология*, занимающаяся изучением перехода современных форм в «захороненное» состояние.

Раздел «*Биостратиграфия*» тесно связан с палеонтологическим методом определения относительного возраста пород. Палеонтология с самого начала изучения палеобиологического разнообразия организмов столкнулась с тем, что они отличаются друг от друга во времени. Вопрос об истории развития органического мира, хотя и носил противоречивый характер, но необратимость

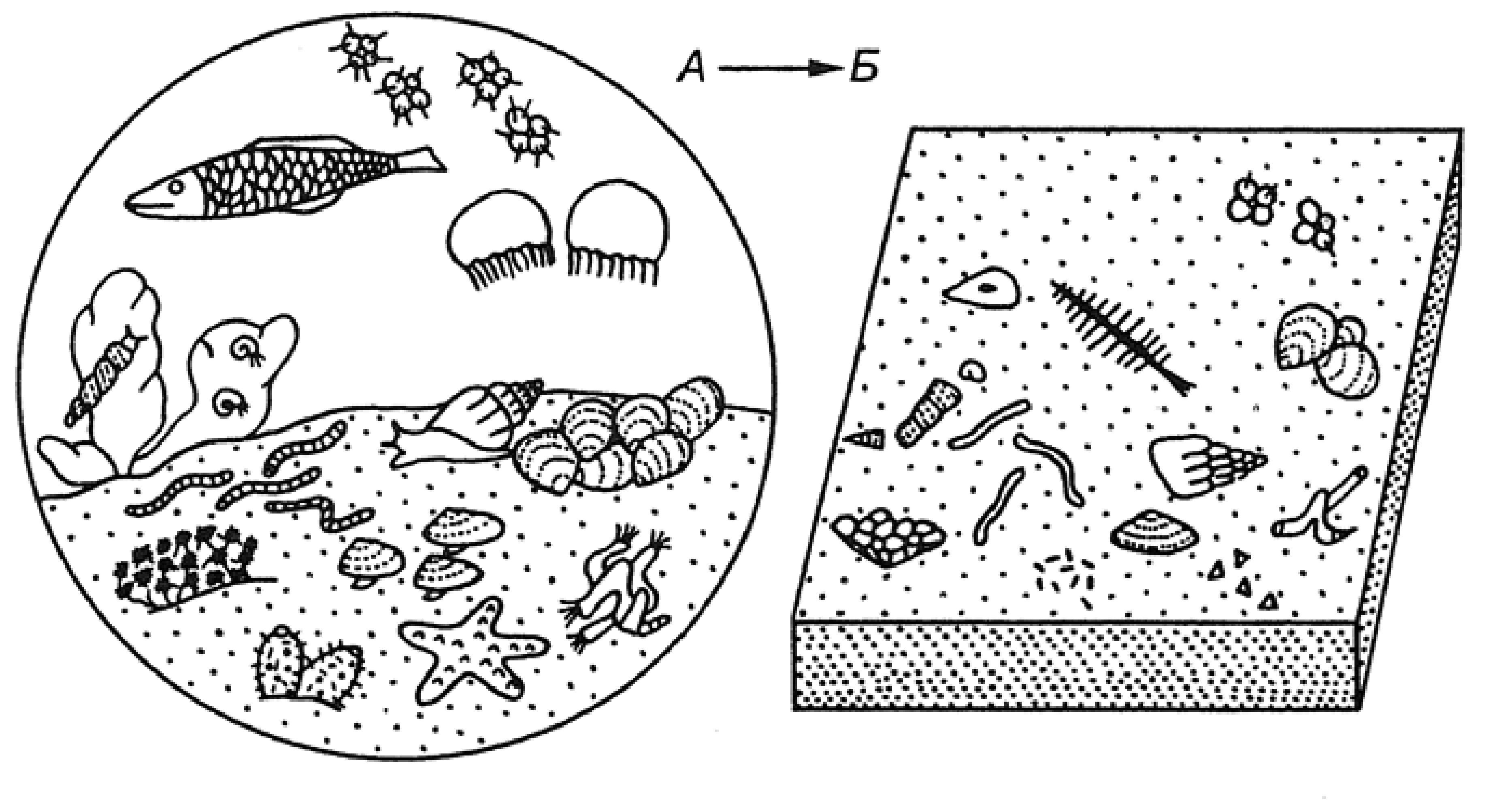


Рис. 8. Схема преобразования биоценозов (А) в ориктоценоз (Б)

эволюции была очевидной. Закон необратимости позволил использовать окаменелости для определения относительного возраста пород. Палеонтологический метод в геологии стал индикатором геологического времени. Метод почти одновременно использовали в конце XVIII — начале XIX в. в Англии Вильям Смит, а во Франции Жорж Кювье и Александр Броньяр. В. Смита считают основоположником палеонтологического метода в геологии и основателем раздела, названного *биостратиграфией*, так как он обосновал этот метод наиболее полно и аргументированно, вплоть до разработки принципов построения геологических карт. В биостратиграфии принята такая последовательность операций: расчленение и корреляция отложений на основе ископаемых, определение геологического возраста по ископаемым, выделение стратиграфических и геохронологических подразделений. Благодаря успехам биостратиграфии была составлена единая шкала геологического времени, названная международной стратиграфической (геохронологической) шкалой (см. табл. 2). Ископаемые одного времени существования даже одного бассейна могут отличаться, если они входят в разные экосистемы. Разница тем резче, чем больше отличаются условия обитания. В настоящее время требуются уже экостратиграфические исследования, позволяющие построить палеоэкологические модели бассейнов с биостратиграфической шкалой для каждой батиметрической и биономической зоны.

Завершением биостратиграфических, экостратиграфических и некоторых геологических исследований стала *событийная стратиграфия*, оформившаяся как самостоятельный раздел в конце XX столетия. Основой событийной стратиграфии является событийная

палеонтология, устанавливающая масштаб и характер изменения биот во времени и в пространстве. Цель событийной стратиграфии — увязать морские и континентальные стратиграфические шкалы на базе общепланетарных событий (глобальные колебания уровня океана, трансгрессивные и регрессивные циклы, изменения климата, массовые вымирания и т.д.). Восстановлением причин события занимается каузальная стратиграфия (лат. causalis — причинный). Обычно не спорят о том, что планетарное событие состоялось, но объяснение причин имеет, как правило, дискуссионный характер. Самыми яркими палеобиологическими (биотическими) событиями глобального масштаба являются «мгновенные» вымирания подавляющего числа организмов.

Разнообразные аспекты анализа и синтеза изучения органического мира прошлого и настоящего позволяют восстанавливать закономерности и факторы эволюции, начиная с индивида и кончая биотопами и биосферой (эволюционная палеонтология).

СРЕДА ОБИТАНИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ ОРГАНИЗМОВ

Условия обитания организмов на Земле с самого начала возникновения были разнообразными. Разнообразие факторов среды с течением времени возрастало, менялись качественный состав и соотношение факторов. Не последнюю роль в этих процессах играли организмы.

Живые организмы вместе со средой обитания создают общепланетарную оболочку, называемую *биосферой*. Биосфера тесно связана с литосферой, гидросферой и атмосферой не только как со средой обитания, но и как компонент, влияющий на их формирование и историю развития, причем влияние является взаимным. Жизнь пронизывает всю гидросферу, первые 1–3 км литосферы и 20–25 км атмосферы. Распределение жизни в поверхностных слоях литосферы и гидросферы неравномерно. Выделяют две формы концентрации жизни: жизненные пленки и сгущения жизни (см. рис. 10). Жизненные пленки имеют широкое, почти непрерывное всесветное распространение. Сгущения жизни распределены среди жизненных пленок пятнисто и пятнисто-линейно. На суше к сгущениям жизни относят континентальные водоемы, в морях и океанах — мангровые заросли морских побережий, рифы, банки и другие плотные поселения сублиторали, денсаль, районы скоплений плавучих водорослей (Саргассово море). Жизненные пленки представлены планктоном и нектоном верхней пелагиали, бентосом неритовой области, растительным и животным покровом суши.

Считают, что гидросфера, атмосфера и биосфера возникли почти одновременно, причем «водное» существование жизни является первичным доминирующим, а «сухопутное» — вторичным. Достоверные водные организмы известны начиная с протерозоя, а наземные (многоножки) — с кембрия. В настоящее время преобладает водная среда обитания. Если учесть распределение организмов в современных морях и океанах, то окажется, что, например, из 70 классов животных 57 существуют только в морской среде, 10 — в морской и наземной и 3 — только на суше. Такие соотношения заставляют предполагать, что водные условия обитания всегда были более благоприятными, чем сухопутные, что и подтверждается геологической летописью.

Условия обитания в водной среде. Каждый организм для своего существования требует определенных условий. Характеристика условий существования включает абиотические и биотические факторы среды. Абиотические представлены комплексом физических и географических ингредиентов, биотические — взаимоотношениями организмов.

К *физическим факторам* среды относят соленость, глубину, давление, температуру, освещенность, кислородный режим, характер грунта, течения. По степени солености выделяют бассейны: нормально-морские, солоноватоводные, повышенной солености и пресноводные. Пресноводные бассейны отличаются от морских не только количеством солей на единицу объема, но и химическим составом. С уменьшением солености резко уменьшается видовой состав (качество), но биомасса (количество) остается почти прежней. Глубина, или батиметрия, бассейнов изменяется в пределах 0–11 034 м. С глубиной связано увеличение давления и уменьшение освещенности. На освещенность влияют географическая широта, время года и прозрачность воды. С глубиной изменяются кислородный режим и грунты. На температуру морской воды влияют глубина, климатические зоны и тектонический режим. С увеличением глубины возрастает разрыв в температуре придонных и поверхностных вод. В глубоководье даже в тропиках температура понижается до 4°. В тектонически активных регионах температура донной морской воды вокруг гидротерм даже в глубоководье может достигать 16–320°.

Географические факторы среды определяют через соотношение суша — море, географическую широту, т.е. через положение данного места относительно экватора (полюса) Земли, и рельеф. Жизнь приконтинентальных, особенно окраинных, морей богаче, чем открытого океана. Это относится как к донным организмам, так и к обитателям толщи воды. В зависимости от географической широты выделяют следующие климатические зоны: тропическую,

субтропические, умеренные (бореальную — нотальную) и полярные (арктическую — антарктическую). Для древних морских бассейнов часто употребляют более широкие понятия: тепловодные и холодноводные бассейны.

По отношению к условиям обитания выделяют две группы организмов: эврибионты и стенобионты. Эврибионты (греч. eurus — широкий; bion, biontos — живущий) приспособлены к разнообразным условиям обитания. Стенобионты (греч. stenos — узкий) обитают в узких строго определенных условиях. Среди морских организмов соответственно факторам среды можно выделить группы: стенотермные — эвритермные (температура), стеногалинные — эвригалинные (соленость), стенобатные — эврибатные (глубина).

В морских и континентальных бассейнах выделяют дно (бенталь) и толщу воды (пелагиаль). Донные организмы называют бентическими, или *бентосом* (рис. 9). Организмы, жизнь которых связана с толщей воды, называют пелагическими. Донные организмы могут ползать по дну (подвижный ползающий бентос), свободно лежать на дне (неподвижный свободнолежащий бентос), прикрепляться к дну (неподвижный прикрепленный бентос), зарываться в грунт (зарывающийся бентос). Первые три группы образуют *эпифауну*, последняя (четвертая) — *инфауну*. Некоторые бентосные организмы ведут смешанный образ жизни: от прикрепленного и свободнолежащего до плавающего в придонной толще воды. Бентос обитает на всех глубинах, вплоть до глубоководных желобов. Наиболее разнообразны и многочисленны представители эпифауны, особенно подвижный и прикрепленный бентос. Для прикрепленного бентоса обычно характерна радиальная лучистая симметрия, а для подвижного — двусторонняя симметрия с обособлением переднего — заднего конца и спинной — брюшной стороны. Прикрепление осуществляется с помощью цементации, «корневых» выростов, «ножки», стебля, шелковистых «ниточек». Инфауна может быть многочисленной, но по качественному разнообразию она уступает эпифауне. Зарывающийся бентос имеет преимущественно двустороннюю симметрию. В ископаемом состоянии прикрепленные и зарывающиеся животные часто сохраняются в прижизненном положении. Бентос представлен беспозвоночными животными и некоторыми позвоночными, а также растениями, бактериями и цианобионтами.

Среди пелагических организмов выделяют много групп, но основным является деление на планктон и нектон. К *планктону* относят организмы, существующие в толще воды во взвешенном состоянии. Они могут иметь приспособления для движения, однако их кинетическая сила недостаточна, чтобы противостоять течениям и штормам. Удельный вес планктонных организмов

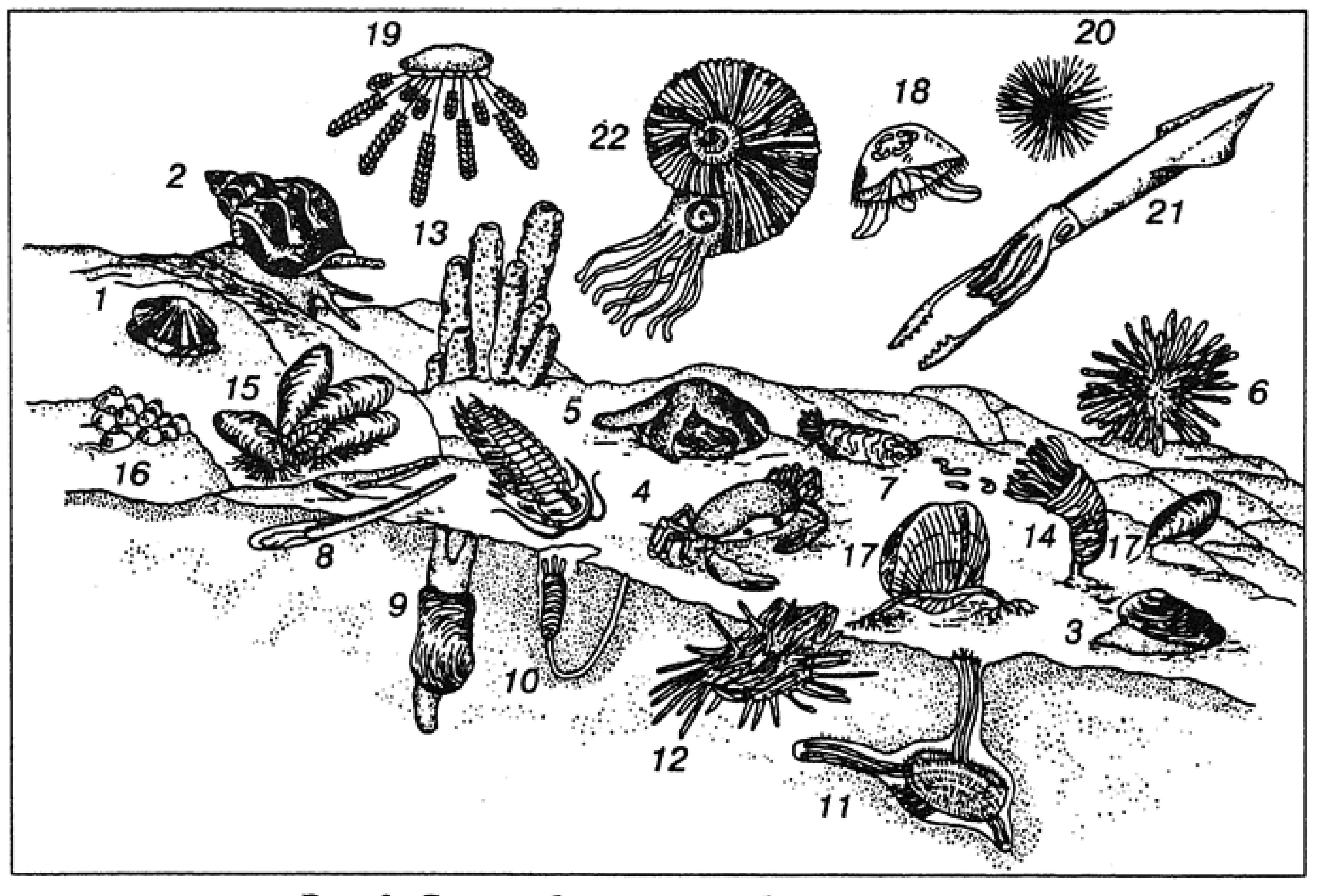


Рис. 9. Схема образа жизни беспозвоночных

1–7 — подвижный ползающий бентос, представленный моллюсками — гастроподами (1, 2) и двустворками (3), членистоногими (4), иглокожими — морскими звездами (5), морскими ежами (6) и голотуриями (7); 8–11 — подвижный зарывающийся бентос, представленный моллюсками — скафоподами (8) и двустворками (9), брахиоподами (10), иглокожими — морскими ежами (11); 12 — неподвижный свободнолежащий бентос, полупогруженный в осадок и представленный брахиоподами; 13–17 — неподвижный прикрепленный бентос, представленный губками (13), кораллами (14), моллюсками — двустворками (15 — прикрепление с помощью биссусных нитей), членистоногими (16 — прикрепление цементацией), брахиоподами (17 — прикрепление ножкой); 18–20 — планктон, представленный медузами (18), граптолитами (19) и фораминиферами (20); 21, 22 — нектон, представленный головоногими моллюсками — кальмарами (21) и аммонитами (22). Соотношения размеров различных организмов не соблюдены

почти совпадает с удельным весом воды или меньше его. Планктону присущи вертикальные суточные и сезонные миграции в толще воды. Для планктонных форм характерны мелкие размеры, радиальная симметрия, прозрачное тело. Классификация планктона на группы разнообразна. По размерности различают макропланктон, микропланктон и нанопланктон (греч. nannos — карлик). По систематическому положению выделяют зоопланктон (животные), фитопланктон (растения) и бактериопланктон. Зоопланктон и бактериопланктон существуют по всей толще воды, а фитопланктон не опускается ниже 200 м, что обусловлено глубиной проникновения света. Организмы, парящие в воде за счет прикрепления к разным организмам и предметам, называют псевдопланктоном, а парящие мертвые организмы или их части — некропланктоном.

Организмы, активно передвигающиеся в толще воды, но не способные к парению без дополнительных усилий, образуют *нектон.* У них удельный вес больше удельного веса воды. Примером разницы между нектоном и планктоном могут служить рыбы: живые — нектон, мертвые — через некоторое время — некропланктон. У нектонных организмов симметрия тела двусторонняя. Характернейшей особенностью планктона и нектона является то, что они на 60% представлены космополитами. Кроме того, основная масса пелагических организмов сосредоточена в первых 200 м. Смена пелагических форм в геологическом времени происходила быстро, что важно для биостратиграфии. Нектон почти нацело состоит из позвоночных животных, за исключением беспозвоночных класса головоногих. Планктон более разнообразен в систематическом отношении, чем нектон. Он представлен бактериями, цианобионтами, животными и растениями. В процессе жизни многие животные переходят от планктонного состояния к нектонному и бентосному. В ископаемом состоянии бентические и пелагические организмы встречаются совместно в едином комплексе. Таким образом, два биоценоза оказываются совмещенными в одном ориктоценозе (см. рис. 8).

Образ жизни и условия обитания ископаемых организмов устанавливают, используя метод актуализма (метод современного аналога), морфофункциональный анализ, систематическое положение, а также экологические, тафономические и литологические характеристики.

В морях и океанах от береговой линии до глубоководных желобов по закономерностям распределения бентосных растений и животных выделено восемь биономических зон (рис. 10): супралитораль, литораль, сублитораль, эпибатиаль, батиаль, абиссаль, ультраабиссаль (хадаль), денсоабиссаль (денсаль). Первые три зоны часто объединяют в неритовую область, или неритическую провинцию. Биономические зоны тесно связаны с геоморфологическими элементами дна, имеющими определенную последовательность: континентальная отмель (шельф), континентальный склон, континентальное подножие, ложе Мирового океана, глубоководный желоб.

Супралитораль (лат. super — вверху, сверх; litus, litoralis — берег, береговой) находится в пограничной полосе суша — море. Морская вода в супралиторали присутствует в воде волноприбойных брызг и штормовых волн. На пологих берегах в супралиторали возникают полосы выбросов водорослей, среди которых встречаются морские беспозвоночные и мальки рыб.

Литораль — вторая после супралиторали промежуточная полоса между сушей и морем. Литораль — это зона прилива–отлива, которая периодически то покрывается водой, то осушается.



Рис. 10. Распределение жизни по биономическим зонам
1–4 — сгущения жизни (1 — нижняя литораль и сублитораль, 2 — рифы, 3 — скопления водорослей типа «Саргассово море», 4 — денсаль); 5, 6 — пленки жизни (5 — бентосная, 6 — планктонная с фитопланктоном, зоопланктоном и нектоном)

Верхняя и нижняя части литорали резко отличаются друг от друга по времени нахождения в наземных или водных условиях. Верхняя часть литорали преимущественно «сухопутная», нижняя — водная. Верхняя граница литорали принята за нулевую отметку Мирового океана. Литораль и супралитораль имеют важное значение для эволюции как участки, где осуществляется переход к наземному образу жизни.

Сублитораль (лат. sub — под, почти) — это первая постоянная зона водного режима, не подвергающаяся осушению. Верхняя граница сублиторали совпадает с нижней границей литорали. Нижняя граница сублиторали проводится по исчезновению водорослей. Проникновение водорослей на глубину лимитировано освещенностью. Степень проникновения света в водной среде зависит от климатической зоны и прозрачности воды. Максимальная глубина произрастания водорослей равна 130–200 м. Сублитораль занимает основную часть шельфа, но ее нижняя граница, связанная с исчезновением водорослей, иногда проходит выше перегиба шельфа, где континентальная отмель сменяется континентальным склоном. Если биономическая граница сублиторали

не совпадает с геоморфологической границей шельфа, то возникает промежуточная зона, называемая «эпибатиалью», или «псевдоабиссалью».

Термин «*эпибатиаль*» (греч. epi — над, при; bathos — глубина) предпочтительнее термина «псевдоабиссаль» (греч. pseudos — ложь; abyssos — бездонный, бездна). В термине «эпибатиаль» отражены не только состав и облик органического мира, сходный с органическим миром батиали и абиссали (растений нет, присутствуют только бактерии и животные — падалееды, грунтоеды, хищники), но и положение зоны между сублиторалью и батиалью. Верхняя граница эпибатиали совпадает с границей исчезновения водорослей, а нижняя — с перегибом между шельфом и континентальным склоном. Максимальная глубина эпибатиали 250–500 м. Таким образом, к шельфу приурочено три или четыре бономические зоны: супралитораль, литораль, сублитораль и эпибатиаль (может отсутствовать).

Батиаль располагается в области континентального склона и частично континентального подножия, простираясь до глубин 2000–3000 м. Батиаль постепенно переходит в абиссаль.

Абиссаль в основном связана с ложем Мирового океана и частично с континентальным подножием. Ее нижняя граница совпадает с отметкой 6000–6500 м.

Ультраабиссаль (лат. ultra — дальше), или *хадаль* (греч. hadal — пучинный), приурочена к глубоководным желобам. Максимальные глубины желобов 8000–11 034 м. Особенности органического мира эпибатиали, батиали, абиссали и ультраабиссали совпадают: отсутствуют растения и растительноядные животные, присутствуют бактерии и животные — падалееды, грунтоеды, хищники.

Среди абиссальных пространств встречаются участки, резко отличающиеся составом, обликом и интенсивностью жизни. Они получили названия: абиссальные оазисы жизни, рифтовые оазисы жизни, рифтовые сгущения жизни. Абиссальные оазисы жизни связаны не только с подводными гидротермальными выбросами, но и с участками, где через поры пород и отложений просачиваются в воду газообразные и жидкие выделения недр.

Для бономической зоны, отвечающей абиссальным оазисам жизни, мы предлагаем новый термин *денсоабиссаль*, или *денсаль* (лат. densum — плотный, компактный, густой). Денсаль преимущественно связана с рифтовыми зонами, где многочисленные гидротермальные выбросы извергаются из конусовидных образований (рис. 11). Температура и цвет гидротермальных выбросов и струй отличаются от таковых окружающей морской воды. Создается впечатление, что идет дым, отчего появилось название «курильщики». Цвет струй в зависимости от химического состава

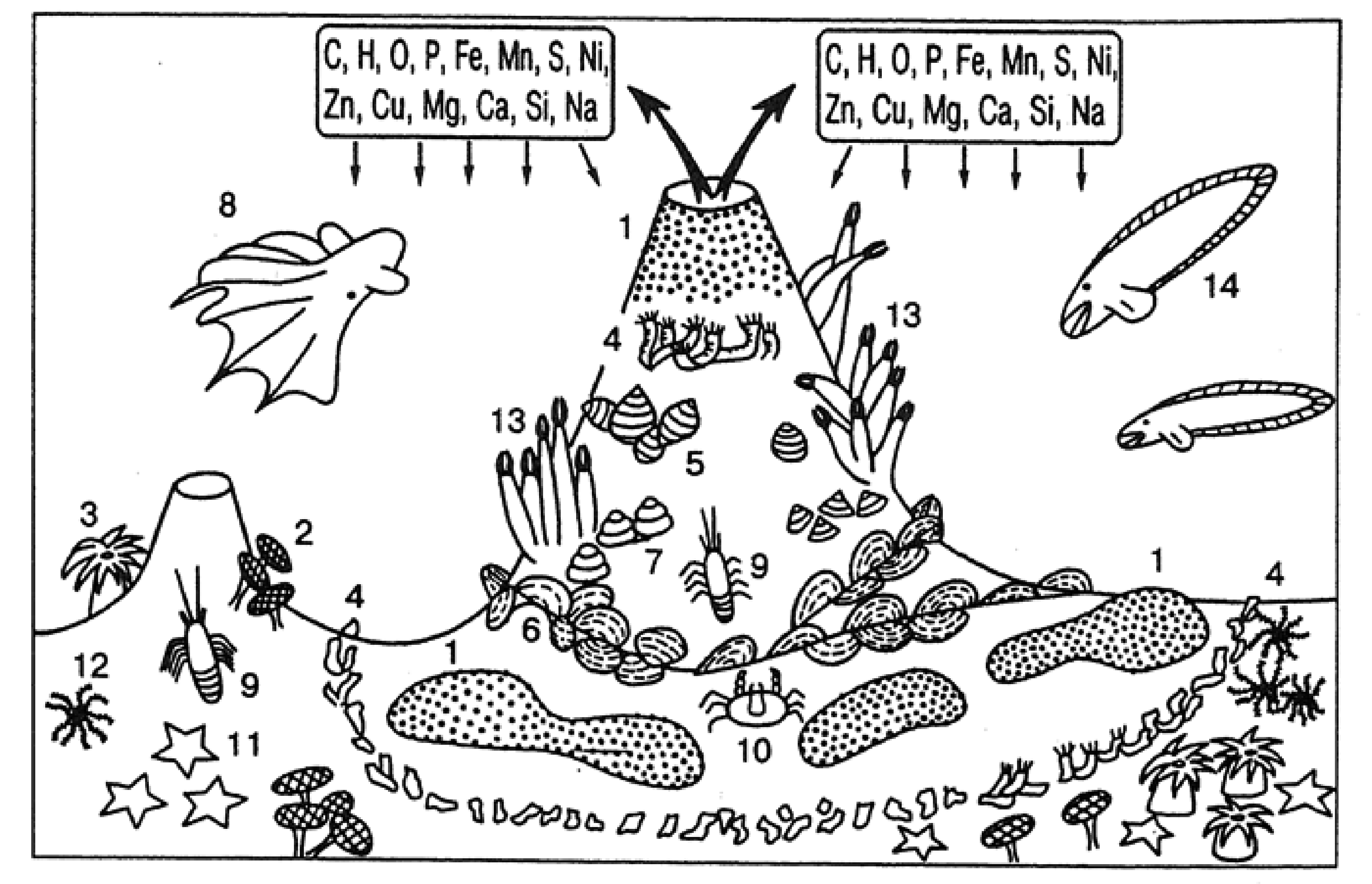


Рис. 11. Обитатели в зоне «курильщика» (составлено В.В. Мироновой)
1 — бактериальные покровы — маты; 2 — губки; 3 — книдарии — актинии; 4 — кольчатые черви; 5, 6 — двустворки, роды Bathymodiolus (5) и Calyptogena (6); 7 — гастроподы; 8 — осьминоги; 9, 10 — членистоногие; 11, 12 — иглокожие: морские звезды и офиуры; 13 — погонофоры, класс Vestimentifera, род Riftia и др.; 14 — рыбы

и температуры воды темный или светлый, поэтому различают «черные курильщики» и «белые курильщики». Выбросы курильщиков содержат в разных сочетаниях C, H, O, P, Fe, Mn, S, Cu, Ni, Mg, Ca, Si, Zn, Na. Качественный химический состав морской воды денсали намного богаче состава морской воды абиссали. Максимальная температура выбросов курильщиков 320–370°, но от центра курильщика к его периферии она падает до 140° → 16 → 14°. Курильщики воздымаются над осадками ложа Мирового океана, иногда достигая в высоту 60 м, хотя общая высота, скрытая осадками, может быть значительно больше. Денсаль имеет пятнисто-линейное распределение среди абиссали. «Пятна» денсали концентрируются вокруг курильщика, достигая в поперечнике 250–300 м. Линейно они протягиваются вдоль тектонических трещин и разломов на расстояние до 8000 км. Глубина распространения денсали 600–6000 м.

На сегодняшний день общее количество видов, встреченных в денсали, более двухсот. Они принадлежат к трем царствам: бактерий, грибов и животных; цианобионты и растения отсутствуют. В денсали встречены следующие животные: губки, книдарии (сифонофоры и актинии), кольчатые черви, моллюски (двустворки, гастроподы, головоногие — осьминоги), членистоногие — рако-

образные (раки, крабы, морские желуди), иглокожие (морские звезды и офиуры), погонофоры — Vestimentifera, рыбы. Для органического мира денсáли характерно кольцевое расположение вокруг курильщиков, что связано с кольцевой дифференциацией среды вокруг него. Вблизи жерла действующего курильщика располагаются покровы — маты (англ. mat — циновка, половик) хемосинтезирующих бактерий, затем идут поселения червей — серпулид и погонофор. Между зарослями погонофор могут находиться двустворки, гастроподы и ракообразные. Следующее кольцо представлено преимущественно банками двустворок. По периферии денсали состав более пестрый, здесь уже появляются актинии, сифонофоры, стеклянные губки, офиуры, морские звезды. Бактериальные маты, трубки червей и погонофор распространены по всей площади денсали. В толще воды находятся многочисленные хемосинтезирующие бактерии, планктонные личинки, ракообразные, редкие осьминоги и рыбы. Пищевые связи органического мира денсали создают довольно стойкий биоценоз. Основой питания являются хемосинтезирующие бактерии.

Характерные особенности денсали, отличающие ее от других биономических зон: 1) присутствие многочисленных хемосинтезирующих бактерий, 2) симбиоз бактерий почти со всеми животными, 3) кольцевое распределение жизни, 4) чрезвычайно высокая биомасса, сопоставимая со сгущениями жизни мелководья, 5) гигантизм, 6) специфичность систематического состава для каждого курильщика.

Приуроченность некоторых фоссилий к рудоносным районам указывает на возможность их формирования в зоне денсали. Такие комплексы описаны из карбона и перми Урала, мела Дальнего Востока, мезозоя Альп. Нельзя забывать, что гидротермальные источники имеются не только в глубоководье, но и на суше и в мелководье. Они имеют специфические биоценозы, где преобладают хемосинтезирующие бактерии. В отличие от сообществ денсали в биоценозах мелководных гидротерм всегда присутствуют цианобионты и водоросли.

Среди живых организмов выделяют две группы: автотрофы и гетеротрофы. Жизнеобеспечение автотроф происходит за счет синтеза веществ небиогенного происхождения, а гетеротроф — за счет веществ биогенного происхождения. Автотрофы представлены хемотрофами (бактерии) и фототрофами (растения, цианобионты). В эволюции органического мира самыми древними были хемотрофные бактерии.

Условия обитания в наземной среде. Наземная среда обитания по сравнению с морской обладает более жесткими и разнообразными факторами среды, подверженными резким колебаниям.

На бактериальном уровне суша, по-видимому, была обитаема с самого начала формирования жизни. Местами обитания были верхние слои литосферы, особенно участки с гидротермами. Освоение суши более организованными формами жизни произошло сравнительно недавно: животными — начиная с кембрия, высшими растениями (риниофиты) — с середины силура. Предполагают, что из высших растений первыми освоили сушу мхи, возможно уже в докембрии и кембрии. Заселение континентальных бассейнов водорослями, вероятно, произошло еще раньше. В настоящее время наибольшее биологическое разнообразие растений и животных наблюдается на поверхности и внутри почвы. Континентальные водоемы (реки, озера, болота) беднее по качественному составу, но по биомассе сопоставимы со сгущениями жизни.

Физико-географические факторы наземной среды аналогичны таковым водной среды: температура, освещенность, давление, высота над уровнем моря, воздушные течения, удаленность суши от водных пространств, положение относительно экватора — полюса (климатические зоны). Совокупность определенных растений и среды обитания создает определенные ландшафтно-географические зоны, такие как тундра, хвойные и лиственные леса, тропические леса, степи, саванны, мангры, альпийские луга и т.д. С соответствующими растительными сообществами связано распространение групп животных, особенно насекомых и позвоночных.

Выделение крупных подразделений внутри современного наземного биоса основано преимущественно на систематическом составе и площадном распределении млекопитающих. Выделяют три или четыре зоогеографических царства: Нотогею, Палеогею, Неогею и Арктогею. Разница между ними обусловлена прежде всего происхождением и историческим развитием млекопитающих в мезокайнозое. *Нотогея* (греч. notos — юг; Ge, Gaia — Земля) — зоогеографическое царство, характеризующееся многочисленными сумчатыми, а также немногочисленными яйцекладущими и плацентарными, занимающее территорию Австралии, Тасмании, Новой Гвинеи, Новой Зеландии, Полинезии. Общий облик Нотогеи — позднемезозойский. Для *Палеогеи* типично присутствие многочисленных своеобразных плацентарных, отсутствующих в других царствах (хоботные, хищные, жирафовые, бегемотовые, человекообразные обезьяны и др.), бегающих птиц (страусовые), разнообразных рептилий. Палеогея объединяет тропические районы Африки, южную часть Аравии, Мадагаскар, Индо-Малайзию. Палеогея сохраняет черты древней фауны Гондваны, особенно ее бразильско-африканской части. Для *Неогеи* (греч. neos — новый) характерно сочетание многочисленных плацентарных, немногочисленных сумчатых и отсутствие яйцекладущих. В Неогею входят

Южная и Центральная Америка. В *Арктогее* (греч. arktos — север) встречаются только плацентарные, а сумчатые единичны. Арктогея объединяет Северную Америку, Евразию и Северную Африку. Фитогеографические царства почти соответствуют зоогеографическим, но их границы менее четкие. Площадное распространение зоо- и фитогеографических царств в одних случаях почти совпадает с климатической зоной (например, Неогея с тропиками), а в других объединяет несколько климатических зон (например, Арктогея включает субтропики, бореаль и Арктику).

Для характеристики наземных и морских растений и животных часто используют термины «жизненные формы», «фауна», «флора», «сукцессия» и др. Под *жизненными формами* понимают сходный внешний облик организмов, ведущих одинаковый образ жизни в однотипной среде. Жизненная форма одного и того же организма может меняться в зависимости от стадии онтогенеза (планктон — на стадии личинки и споры, прикрепленный бентос — на взрослой стадии), от местообитания (в тайге — высокоствольные деревья, в тундре — кустарники и стланики), от морфофункционального места в сообществе (рабочие пчелы и матка). Классификацию жизненных форм можно проводить по различным признакам: среда обитания и способ существования (пелагические — бентосные, планктон — нектон), характер питания (грунтоеды — фильтраторы).

Термины *«фауна»* и *«флора»* имеют широкое и довольно свободное толкование. Во временном — геологическом — аспекте говорят о фауне (флоре) девона, карбона, мезозоя, во временном — сезонном — рассматривают весеннюю, летнюю и осеннюю флору (фауну). По отношению к климатической зоне выделяют фауну (флору) тропическую, умеренную; по отношению к среде — наземную, водную, морскую, почвенную; по отношению к систематическому положению — фауну рыб и т.д. В «узком» смысле под фауной (флорой) понимают исторически сложившуюся совокупность организмов определенного пространственно-временного распространения.

Сукцессия (лат. successio — последовательность, преемственность) — процесс последовательной смены сообщества во времени на определенном пространстве. Геологическая история жизни представляет собой бесконечный ряд сукцессий. Особенно ярко проявляются сукцессии при восстановлении биоценоза взамен разрушенного. Восстановление прежнего биоценоза начинается с освоения его территории (акватории) неприхотливыми сообществами, которые постепенно так изменяют среду обитания, что она становится пригодной для более сложных сообществ. Процесс продолжается до тех пор, пока не установится стойкий биоценоз,

в основном совпадающий с прежним. Например, восстановление рифового биоценоза после землетрясения начинается с заселения участка зелеными водорослями, губками и ракообразными, а заканчивается массовыми поселениями рифостроящих кораллов и сопутствующих им организмов. Этот процесс реанимации рифового биоценоза занимает 7–12 лет.

Рассматривая условия обитания организмов, следует обратить особое внимание на совместное сожительство разнородных организмов, называемое *симбиозом* (греч. simbiosis — совместная жизнь). В симбиозе оба организма или один из них получают пользу. С точки зрения пользы, чаще всего пищевых выгод, различают три основных варианта симбиоза: мутуализм, комменсализм, паразитизм. При *мутуализме* (лат. mutuus — взаимный, обоюдный) польза для симбионтов обоюдная (обоим хорошо). При *комменсализме* (лат. cum — вместе; mensa — стол, сотрапезник) пользу получает один из симбионтов (одному хорошо, другому почти «все равно»). Большинство вариантов комменсализма не вполне безразличны для хозяина-симбионта, который приобретает небольшую выгоду или терпит незначительный ущерб. При *паразитизме* (греч. parasitos — нахлебник) один из симбионтов, получая пользу, наносит вред другому (одному хорошо, другому плохо).

При характеристике симбиоза кроме пищевых отношений учитывают и другие факторы. Например, различают обязательный симбиоз (облигатный), без которого жизнь данного организма невозможна, и необязательный симбиоз (факультативный). Другая классификация симбиоза учитывает пространственные связи симбионтов, такие как клеточные, тканевые или организменные. В последнем случае один организм существует на поверхности или в полостях другого.

Среди ископаемых известны случаи мутуализма и комменсализма. Паразитизм достоверно не установлен. Примером мутуализма может служить сожительство кольчатых червей с колониальными сотовыми кораллами Favositida. Черви усиливают поток воды с пищевыми частицами, что выгодно кораллам. Кораллы служат убежищем для червей, а также поставляют им различные пищевые фрагменты.

Примером комменсализма является сожительство брахиопод и кораллов Auloporida. Колонии Auloporida стелются вдоль края створок брахиопод. Кораллы за счет фильтрационной деятельности брахиопод получают дополнительный источник пищи. Брахиоподы при этом имеют защитника за счет стрекательных капсул коралла, но в то же время раковина их утяжеляется, что невыгодно.

В палеозое широко известно сожительство колониальных кораллов Syringoporida со строматопоратами. Строматопораты,

благодаря сирингопоридам, приобретают дополнительную защиту и добавочную пищу. Трубчатые колонии Syringoporida получают пищевые частицы и дополнительную прочность скелетной постройки, где все свободные пространства между кораллитами заполнены скелетной тканью строматопорат. В то же время у таких сирингопорид наблюдаются черты угнетения: кораллиты и соединительные трубочки мелкие и редкие, днища неправильные.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Открытие большинства закономерностей эволюции органического мира связано с изучением современного живого мира. Многие закономерности находят подтверждение и на ископаемых объектах. Некоторые проблемы эволюции нашли свое решение сначала на ископаемом, а затем на современном материале. Палеонтология изучает развитие органического мира в огромном диапазоне времени, охватывающем около 4 млрд лет.

Триада Ч. Дарвина: изменчивость, наследственность, естественный отбор. Эволюция (лат. evolutio — развертывание) как процесс исторического развития органического мира может осуществляться только при совместном проявлении изменчивости, наследственности и естественного отбора (триада Ч. Дарвина: работы 1842, 1859 гг. и др.). Каждый из этих факторов был известен и до Дарвина. Они входили составными частями в различные эволюционные учения. Так, Ж.Б. Ламарк (1809) придавал первостепенное значение изменчивости (изменениям), наследственности и употреблению—неупотреблению (упражнению—неупражнению) органов. Об естественном и искусственном отборе было также известно до Дарвина. Заслуга Дарвина заключается в доказательстве того, что триада «изменчивость — наследственность — естественный отбор» является целостным движущим фактором эволюции. Они взаимозависимы и взаимосвязаны.

Выпадение из триады любого из трех факторов приводит к остановке развития органического мира. Если представить, что отсутствует изменчивость, то «естественному отбору» выбирать нечего. Наследуется что есть. Тем не менее отбор все-таки происходить будет, но жестко альтернативно: или на уничтожение как непригодное для существования, или на сохранение до тех пор, пока позволяют условия, но с появлением неприемлемых условий все равно наступает гибель. При отсутствии наследственности не только не сохраняются появившиеся изменения, но и сам организм как единая сбалансированная система становится нереальным. При отсутствии отбора разнообразие, возникшее

в результате изменчивости и закрепленное наследственностью, не будет лимитировано. Развитие органического мира прекращается. Тем не менее весь современный и ископаемый материал свидетельствует, что развитие органического мира идет непрерывно. Оно осуществляется с разной скоростью, имеет периоды расцвета и упадка. Причем сложность и разнообразие живых систем в целом увеличиваются как на организменном уровне, так и на уровне биоценозов, биот и биосферы. Достижения генетики, молекулярной биологии и популяционной биологии не опровергли триаду Дарвина, а еще более укрепили ее, но уже на другом уровне исследований, раскрыв многие механизмы взаимодействия изменчивости, наследственности и естественного отбора.

Изменчивость является общим свойством существующей материи, так как она связана с анизотропией мира вообще (греч. anisos — неравный; tropos — свойство). Особенность изменчивости в биологических системах — это способность существовать в разных сочетаниях. Ни по одному признаку нет абсолютного равенства, а всегда есть различия разного масштаба и происхождения, что приводит к появлению разнообразнейших комбинаций. Существует несколько подходов к классификации изменчивости биологических объектов, отдельные положения которых частично совпадают. По одной из классификаций изменчивость может быть индивидуальной, популяционной, географической. В целом ее иногда называют внутривидовой. Ч. Дарвин предлагал различать определенную и неопределенную изменчивость. По другой классификации им соответствует наследственная и ненаследственная (модификационная) изменчивость. Наследственная изменчивость связана с появлением новых генотипов, наиболее известными из которых являются мутации.

Противопоставление наследственной изменчивости модификационной оказалось несостоятельным. Модификационная изменчивость наследственно обусловлена, так как она отражает генетически закрепленную норму реакции определенного вида на разные условия обитания. У одних видов норма реакции фенотипически разнообразна, у других нет. Модификационная изменчивость проявляется как экологическая, популяционная и географическая. Иногда говорят об онтогенетической изменчивости, подразумевая под ней различные возрастные стадии индивидуального развития. В данном случае лучше разграничить изменения, идущие во времени (онтогенез $\rightarrow$ филогенез, астогенез $\rightarrow$ филогенез), от изменчивости, проявляющейся как конечный результат определенного состояния. На палеонтологическом материале наиболее убедительно расшифровывается индивидуальная и экологическая (модификационная) изменчивость.

Наследственность как свойство, где предыдущее состояние предопределяет последующее, столь же универсальна, как и изменчивость. В биологических системах наследственностью называют способность передачи информации от предка (-ов) к потомку (-ам) через генетический код (ДНК, РНК). Передача осуществляется при определенных внутренних состояниях и в конкретных условиях среды. Таким образом, передача изначально не застрахована от сбоев, способных вызвать изменения в генотипической информации. Изменения в генотипе провоцируют все варианты изменчивости, как правило, они отражаются и в фенотипе. При изучении ископаемых наследственность описывают через морфологические признаки, унаследованные потомками от предков.

Естественный отбор как фиксация и право существования (или несуществования) является наряду с изменчивостью и наследственностью таким же первичным условием бытия. Естественный отбор в биологических системах осуществляется разнообразно. Наиболее четко он проявляется при смене среды обитания. Смена внешних характеристик приводит к гибели одних организмов, приспособлению других и изменению третьих. Среда выступает и как судья (естественный отбор), и как творец новых качеств (изменчивость). В результате естественного отбора на основе изменчивости и наследственности закрепляется расхождение признаков. Чем меньше изменчивость и исходное разнообразие, тем жестче идет естественный отбор. В любом случае одни биологические состояния сохраняются и изменяются, а другие исчезают. Возникают определенные направления развития, ограниченные как предыдущим морфофизиологическим состоянием, так и изменившимися условиями среды. Таким образом, естественный отбор упорядочивает и направляет развитие органического мира. На палеонтологическом материале естественный отбор наиболее ярко проявляется при резком изменении среды, особенно если оно происходит планетарно (см. «Вымирание организмов»).

Онтогенез, астогенез, филогенез. Онтогенез (онтогения) — процесс развития одиночного организма, возникшего из половых клеток. В настоящее время принято говорить, что онтогенез — это определенная программа реализации генетического кода в определенных условиях. Соответственно различают генотип (сочетание генетических свойств на молекулярном уровне) и фенотип (реализация генетического кода в конкретных условиях на организменном уровне). Онтогенез изучают как индивидуальное развитие организма в целом или его отдельных структур, последовательно фиксируя все стадии.

Онтогенез на ископаемом материале можно восстановить только по скелетным остаткам, которые выступают как «регистрирующие

структуры» истории индивидуального развития. Но и скелеты подтверждают общие закономерности онтогенеза: 1) строение предыдущей стадии отличается от последующей, 2) процесс идет в основном по пути усложнения, реже упрощения, 3) в индивидуальном развитии частично сохраняются особенности строения предков, 4) последовательность предковых состояний соответствует исторической последовательности развития группы.

Онтогенез исследован у многих ископаемых. Благодаря ему удалось доказать разное систематическое положение многих организмов, обладающих сходным строением скелета на взрослой стадии. Онтогенезы ископаемых описывают через разные особенности скелета. Например, у фораминифер учитывают тип навивания, число и строение камер, скульптуру; у археоциат — появление второй стенки, септ, днищ (рис. 12); у кораллов — заложение септ; у аммоноидей — усложнение лопастной линии, появление скульптуры.

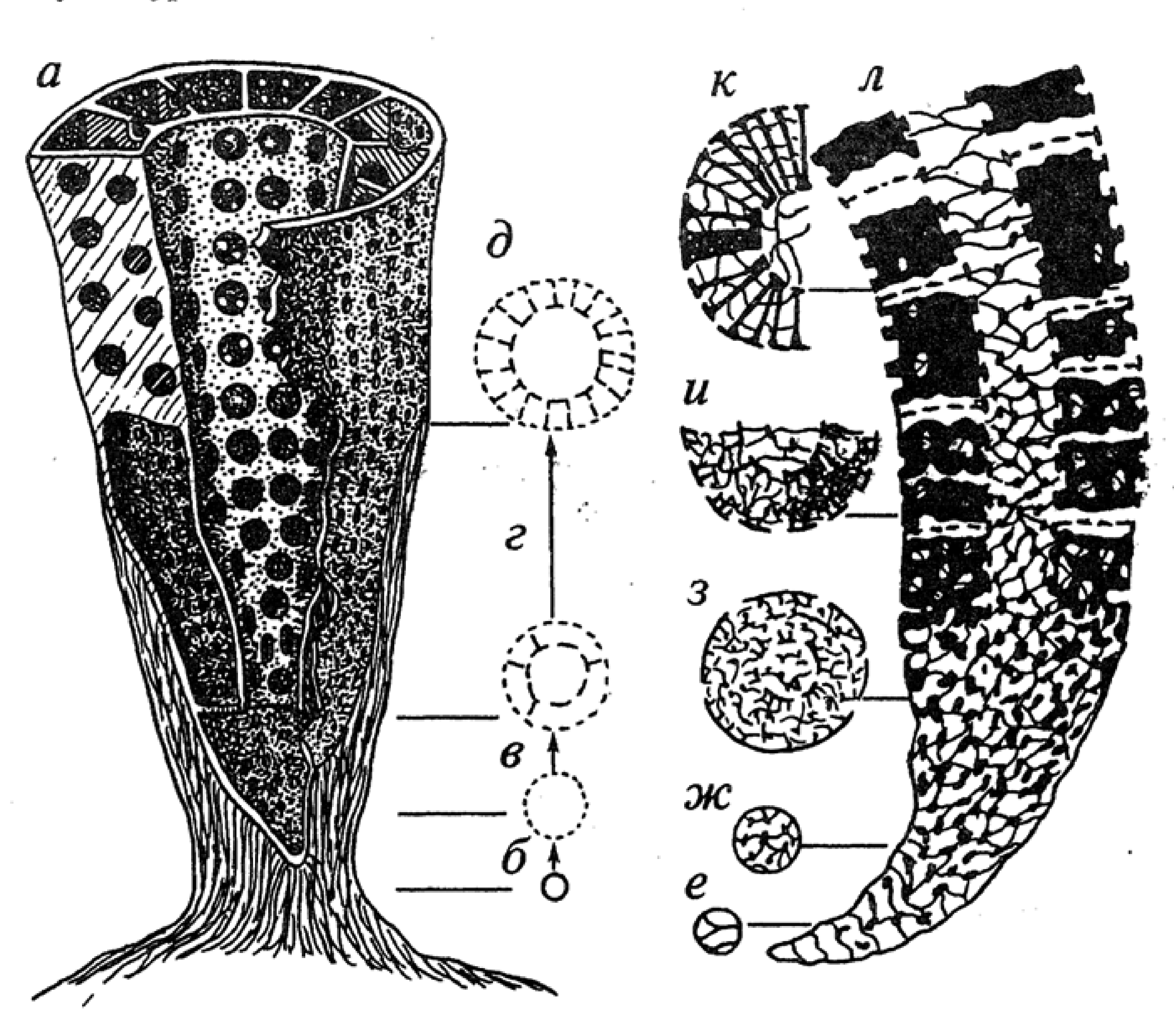


Рис. 12. Онтогенез правильных (*а–д*) и неправильных (*е–л*) археоциат (Воронин, 1979; Фонин, 1985)

а — реконструкция кубка рода Aldanocyathus; *б–к* — поперечные сечения; *л* — продольное сечение кубка неправильной двустенной формы

А с т о г е н е з (астогения) — процесс развития колониального организма, возникшего за счет бесполого размножения. Астогенез как явление и его стадии развития изучены на скелетах мшанок, колониальных кораллов и граптолитов (рис. 13). Первый индивид колонии возникает за счет полового размножения, а все остальные — за счет бесполого размножения первого индивида, а затем и самих себя. В астогенезе колониальных животных, как и в онтогенезе одиночных, выделяют детскую, юношескую, взрослую и старческую стадии развития.

Онтогенез и астогенез являются циклически направленными процессами. Направленность обусловлена последовательной сменой одного состояния другим, где последующая стадия принципиально отличается от предыдущей, например эмбриональная от постэмбриональной, незрелая от зрелой и т.д. Цикличность проявляется в том, что на взрослой (и старческой) стадии в определенные сезоны ритмично повторяются сходные морфологические признаки. Этот процесс, впервые открытый у дафний (ракообразные), назвали цикломорфозом. На ископаемом материале цикломорфоз описан у одиночных и колониальных кораллов. По числу ритмов в цикломорфозе можно определить возраст коралла. Цикломорфоз позволил установить время накопления 8-метровой толщи тарусских известняков одного из районов Подмосковья. Оно оказалось равным нескольким тысячелетиям.

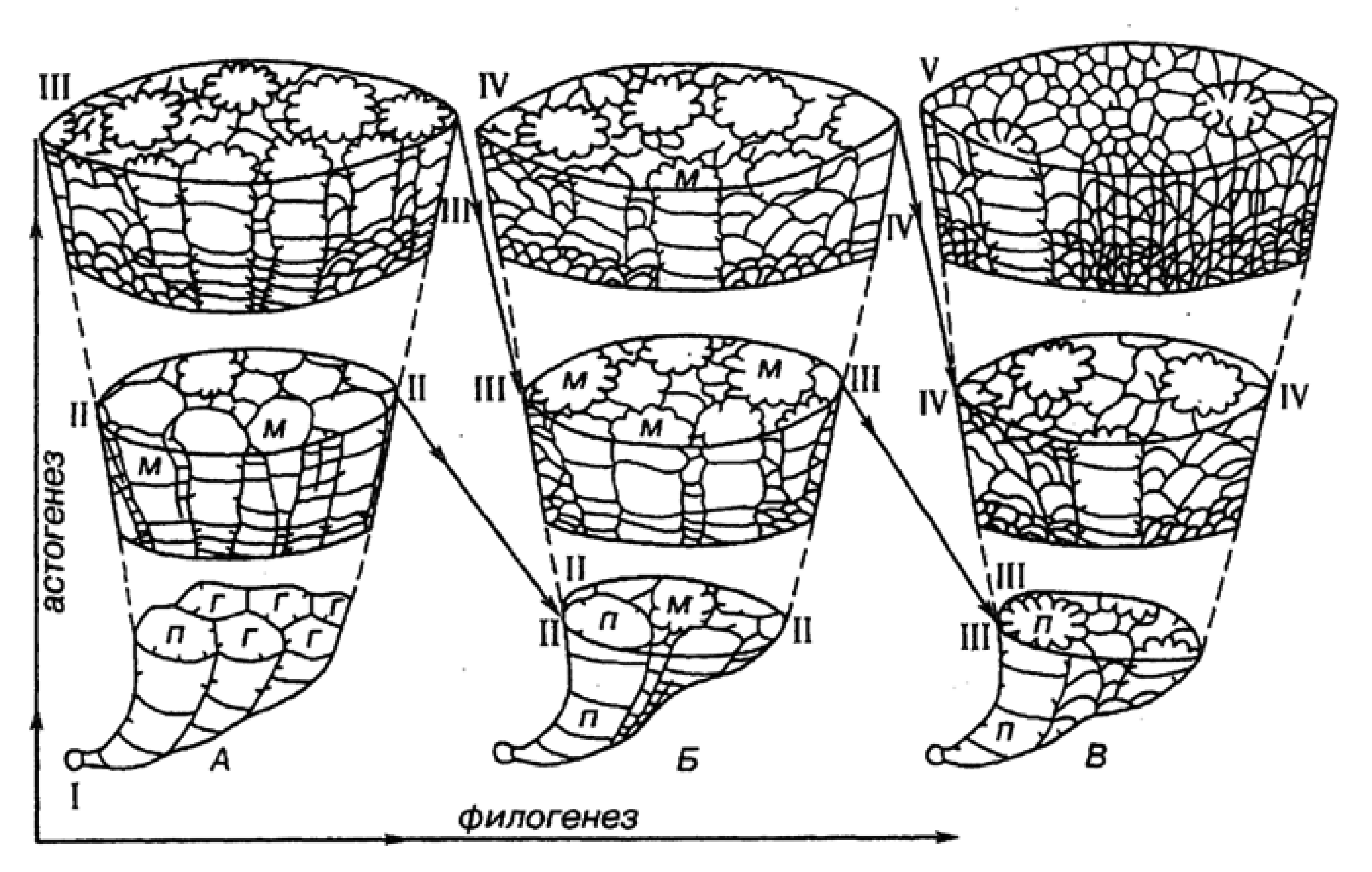


Рис. 13. Соотношение астогенеза и филогенеза на примере ископаемых кораллов гелиолитоидей (Морфогенез и пути развития колониальности..., 1987)
А, Б, В — три колонии, п — скелет первой особи, г, м — скелеты последующих особей, возникающих вегетативным способом; I–V — стадии астогенеза, стрелками показано смещение стадий

Филогенез (филогения) — процесс исторического развития группы организмов от предков к потомкам, связанных родственными отношениями. Как филогенез рассматривают историю развития видов одного рода, родов одного семейства и т.д., вплоть до развития царств и органического мира в целом.

Соотношение онтогенеза и филогенеза, проявляющееся в том, что «в онтогенезе повторяется филогенез», описывали многие ученые, особенно те, кто занимался эмбриологическими исследованиями. Уже в первой половине XIX в. наш соотечественник эмбриолог К.М. Бэр установил, что закладка признаков в процессе эмбриогенеза происходит в обратном порядке, т.е. от высших таксонов к низшим. Поэтому чем признак древнее, тем раньше он появляется в онтогенезе. Ч. Дарвину принадлежит образное выражение, что зародыш представляет собой «смутный портрет предка».

В завершенном виде биогенетический закон был сформулирован двумя немецкими естествоиспытателями: Ф. Мюллером (1864) и Э. Геккелем (1866). Суть его сводится к следующему: индивидуальное развитие организма (онтогенез) сжато повторяет признаки своих предков (филогенез). Повторение признаков предков, или рекапитуляция, чаще всего прослеживается на ранних и средних стадиях, а появление новых признаков обычно приурочено к поздним стадиям развития (анаболия).

В действительности новые признаки могут появляться на средних (девиация) или даже ранних стадиях (архаллаксис), прежние признаки в таком случае исчезают раньше. Старые признаки, как правило, смещаются на более ранние, но иногда и на поздние стадии. Соответственно меняется весь ход онтогенеза, приводящий к изменению и филогенеза. В результате возникают новые и довольно неожиданные группы организмов. Ярким примером служит возникновение насекомых в результате сдвига половозрелости и других особенностей на личиночные стадии многоножек, являющихся их предками.

Эрнст Геккель считал, что полноценный филогенез можно восстановить только методом тройного параллелизма, согласуя данные по палеонтологии, онтогенезу (эмбриология) и морфологии (сравнительная анатомия).

В наше время для восстановления филогенеза ископаемых и современных организмов В.Е. Руженцов (1960) предложил учитывать совокупность пяти критериев: хронологии, гомологии, онтогенеза, основного звена в развитии, хорологии (организм и среда, экология, биогеография).

Соотношение онтогенеза, астогенеза и филогенеза проявляется не только в том, что в первых двух в разной степени повторяются стадии третьего, но и в том, что филогенез складывается

из онтогенезов (астогенезов) поколений, последовательно сменяющих друг друга. На любой стадии онтогенеза (астогенеза) могут и возникать новые признаки, и исчезать прежние. В результате изменяется прежний онтогенез, а отсюда и филогенез. Тесная взаимозависимость онтогенезов ↔ филогенезов влияет на ход и содержание эволюции.

Онтогенезы, астогенезы и филогенезы ископаемых описывают через морфологические изменения скелетов. В палеонтологии для них широко используют термин «морфогенез».

Параллелизм, гомологичные и аналогичные ряды развития. Под параллелизмом понимают процесс развития сходных структур у филогенетически близких групп, имеющих общего предка. Реализация сходства обусловлена генетической общностью. Потомки наследуют общий набор присущих предку генов. У потомков на фазе генетической общности, несмотря на расхождение признаков, параллельно возникают сходные особенности строения. Параллельные ряды наследственных изменений были названы Н.И. Вавиловым (1920) гомологическими рядами наследственной изменчивости. Гомологические, или гомологичные, ряды известны у всех групп организмов. Параллельное развитие видов одного рода или родов одного подсемейства Вавилов называл *гомологичными рядами*, а подсемейств, семейств и выше — *аналогичными рядами*.

Последователи Вавилова, особенно палеонтологи, к гомологичным рядам относят параллельное развитие структур в близких подсемействах, семействах и отрядах. Знание последовательности развития структур в одном филогенетическом ряду дает возможность прогнозировать их подобные появления в других. Закон гомологичных и аналогичных рядов позволяет в палеонтологии восстановить недостающие звенья развития, а также решать вопрос о степени генетического родства.

Радиация, дивергенция, конвергенция. Увеличение разнообразия органического мира идет по пути расхождения признаков. Этот процесс исходно связан с изменчивостью. Морфофизиологические различия приводят к разным возможностям жизни. Чем резче различия, тем существеннее будут отличаться способ жизни и условия обитания. Только часть различий жизнеспособна, что и закрепляется естественным отбором.

Процесс расхождения признаков у потомков, возникших от одного предка, называют *радиацией* (несколько направлений) или *дивергенцией* (два направления). Радиация и дивергенция являются общими закономерностями развития, проявляющимися в филогенезе всех групп организмов (рис. 14). Обычно, говоря о радиации, подчеркивают, что она является приспособительной, т.е.

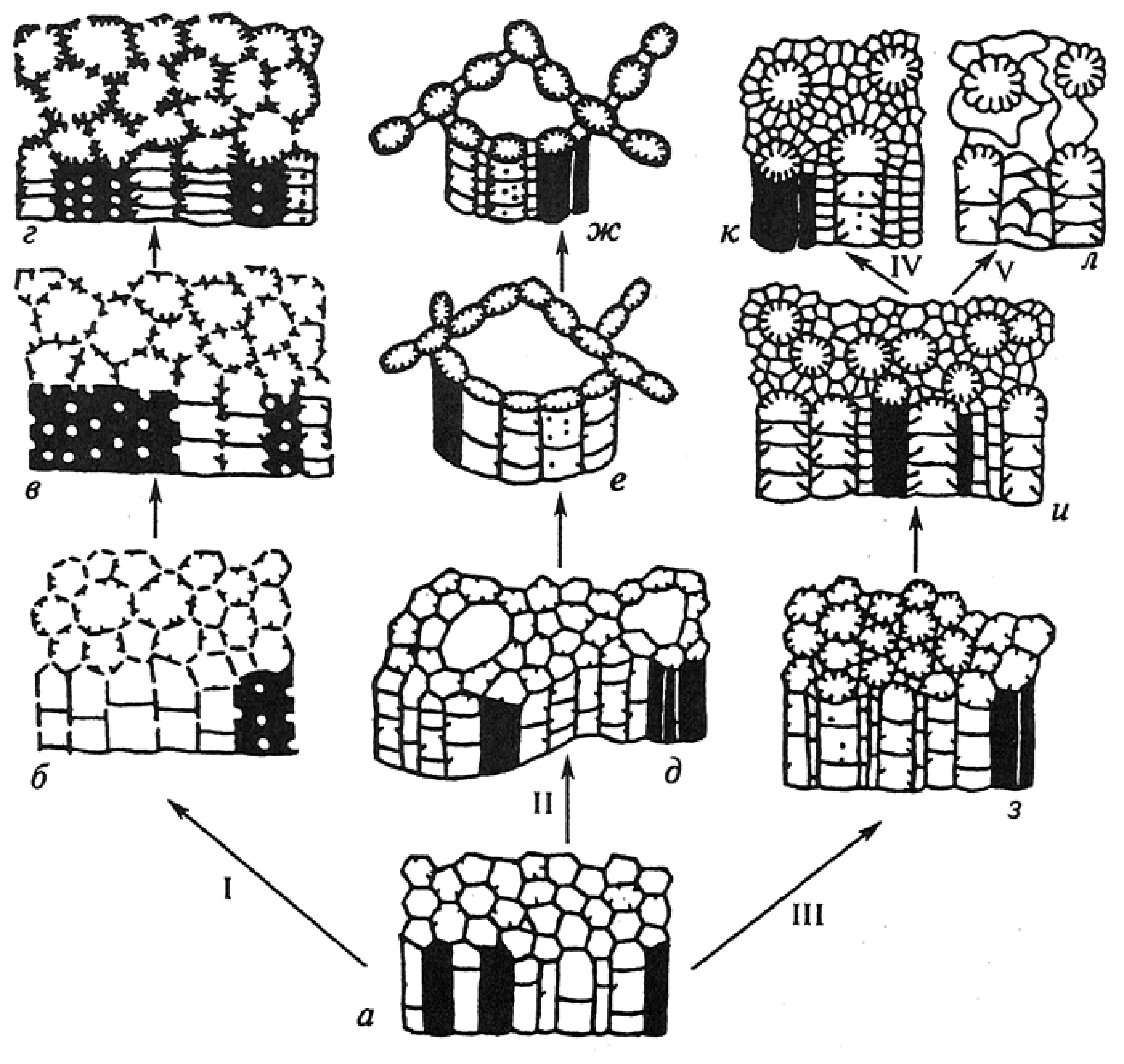


Рис. 14. Радиация (I–III) и дивергенция (IV–V) у некоторых табулятоморфных кораллов

а–ж — надотряд Tabulatoidea (*а* — отряд Lichenariida, *б–г* — отряд Favositida, *д–ж* — отряд Halysitida); *з–л* — надотряд Heliolitoidea (*к* — с трубчатыми, *л* — с пузырчатыми гетероморфными компонентами)

адаптивной (рис. 15). Эволюция органического мира показывает, что определенные возможности, связанные с различными морфофизиологическими состояниями, реализуются в определенных условиях жизни. В этом отношении не только радиация и дивергенция, но и эволюция в целом носит адаптивный характер, при этом чем больше обстановок обитания, тем разнообразнее эволюция.

Конвергенция — процесс схождения признаков у неродственных форм в результате приспособления к одинаковому образу жизни или наличия сходной структуры. Жизненные формы при конвергенции начинают совпадать. Среди ископаемых беспозвоночных ярким примером конвергенции являются организмы, имеющие коническую форму, которые ведут неподвижный бентосный

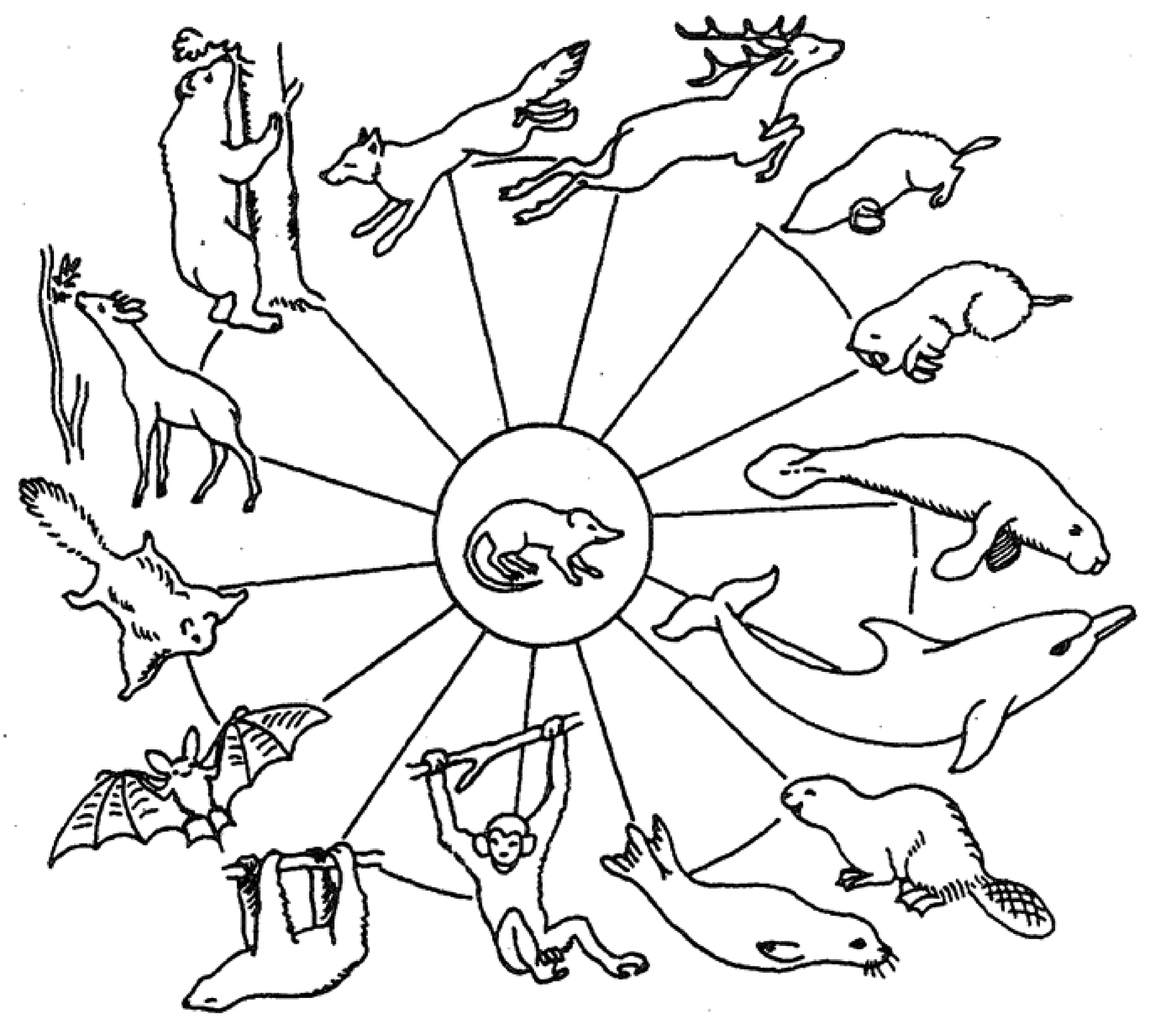


Рис. 15. Адаптивная радиация плацентарных млекопитающих, имеющих общего предка (Биологический энциклопедический словарь, 1986)

образ жизни, прикрепляясь к субстрату цементацией. Такую сходную конусовидную жизненную форму имеют археоциаты, кораллы, двустворки и брахиоподы. Другие примеры конвергенции у ископаемых беспозвоночных: а) клубковидные — червеобразные раковины фораминифер, кольчатых червей, гастропод, аммоноидей, б) двустворчатые раковины гастропод, двустворок, брахиопод, ракообразных (рис. 16). Еще более ярким примером конвергенции являются крылатые организмы, принадлежащие к таким далеким группам, как беспозвоночные (насекомые) и позвоночные (пресмыкающиеся, птицы, летучие мыши). Конвергенция широко распространена и среди растений.

У ряда форм наблюдается совмещение причин появления сходных структур: одновременно проявляется генетическая общность (*гомология*) и одинаковый образ жизни (*аналогия*). Такое сходство называют *гомеоморфией*. Границу между гомеоморфным и конвергентным сходством иногда провести очень трудно. Радиация, дивергенция, гомеоморфия и конвергенция тесно взаимосвязаны. Нередко формы, дивергентные относительно друг друга,

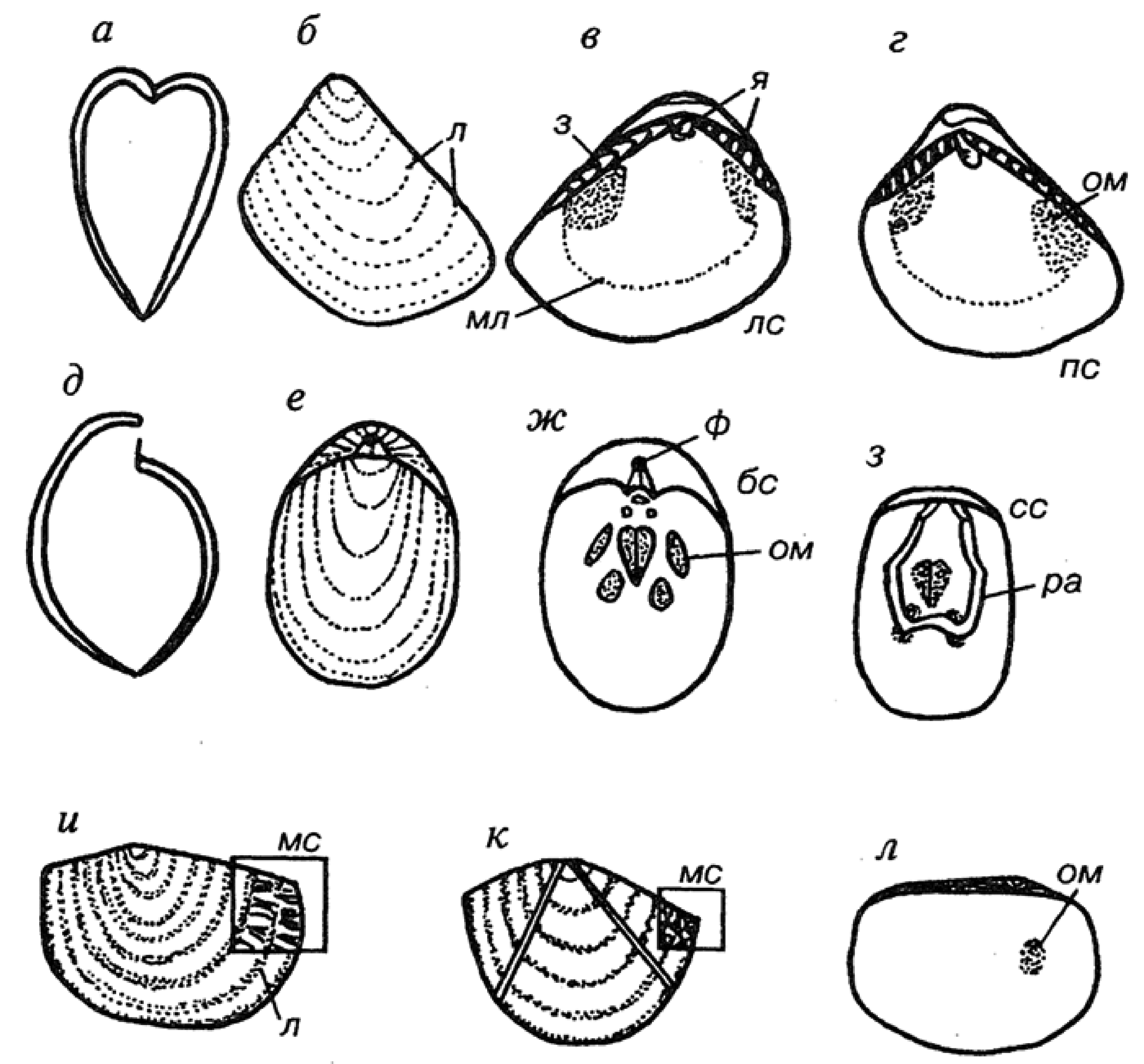


Рис. 16. Конвергентно-сходные двустворчатые раковины: *а–г* — двустворчатые моллюски, *д–з* — брахиоподы, *и–л* — членистоногие. бс — брюшная створка, з — зубы, л — линии нарастания, лс — левая створка, мл — мантийная линия, мс — микроскульптура, ом — отпечатки мускула, пс — правая створка, ра — ручной аппарат, сс — спинная створка, ф — форамен, я — ямки для зубов

по отношению к другим формам оказываются конвергентными. Летающие ящеры резко отличаются от других пресмыкающихся, но конвергентно сходны с летучими мышами, которые сильно отличаются от большинства сородичей по классу млекопитающих.

Парафилия, монофилия, полифилия. Понятия «парафилия», «монофилия» и «полифилия» связаны с проблемой числа и таксонометрического ранга групп предков, давших начало одной из групп потомков (рис. 17). В настоящее время предлагают следующую расшифровку этих понятий. *Парафилия* — происхождение данной группы от нескольких групп того же таксонометрического ранга, т.е. происхождение разных видов одного рода от разных видов другого рода, разных родов одного семейства от разных родов другого семейства и т.д. *Монофилия* — происхождение данной

группы или нескольких групп от одной предковой группы более низкого ранга. Например, при монофилии последующий вид (виды) должен происходить от одного из подвидов (или популяции) предыдущего вида. *Полифилия* — происхождение данной группы от нескольких предковых групп того же ранга, т.е. данного вида от нескольких видов, данного рода от разных родов и т.д.

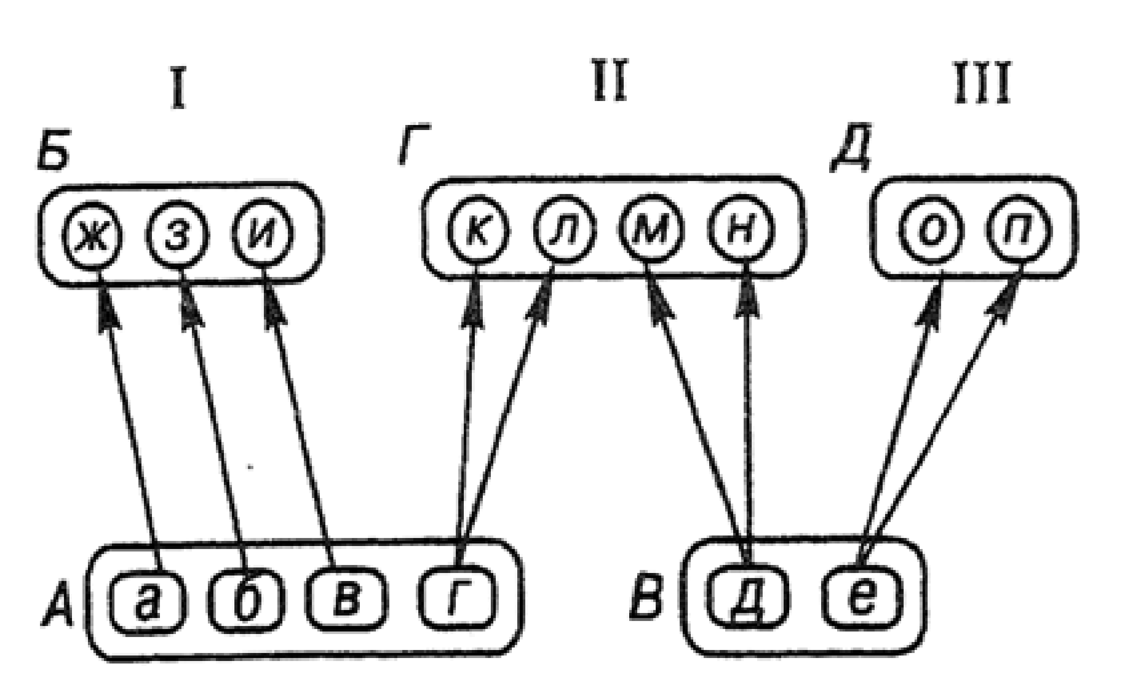


Рис. 17. Схема происхождения видов (*а–п*) и родов (А–Д) при парафилии (I), полифилии (II) и монофилии (III)

Палеонтологические, сравнительно-морфологические и эмбриологические исследования показывают, что новые особенности строения параллельно возникают в нескольких группах, связанных друг с другом филогенетической общностью. Так, признаки, характерные для земноводных, развивались у нескольких групп кистепёрых рыб, признаки млекопитающих — у разных групп пресмыкающихся, признаки цветковых растений — у ряда групп проангиосперм. Результаты палеонтологических исследований показывают, что в начале возникновения новой группы преобладает парафилия. Дальнейшее развитие новой группы постепенно ограничивается одной из таксономических групп, отчего создается впечатление о ее монофилитическом происхождении в целом. Парафилия известна у палеозойских вымерших кораллов гелиолитоидей и ругоз, у членистоногих, земноводных, млекопитающих и других животных, а также у высших растений. Полифилитическое происхождение имеют бактерии. Невозможно объединить в один филогенетический ряд такие разные бактерии, как, например, железистые и метановые, работающие на совершенно разных биохимических реакциях.

Проблема парафилии, монофилии и полифилии тесно связана с проблемой систематики, в основу которой положен филогенетический принцип (предок — потомок). Монофилитическое происхождение, безусловно, соответствует филогенетической систематике, парафилитическое не противоречит ей, а полифилитическое требует пересмотра объема существующих систематических единиц, что и делается по мере поступления материала.

Монофилия тесно связана с дивергенцией и радиацией, парафилия — с параллелизмом в развитии, а полифилия отражает конвергенцию и гомеоморфию.

Необратимость эволюции. Необратимость эволюции как закон развития органического мира был сформулирован Л. Долло (1893). Его современное содержание сводится к тому, что потомки, оказавшись или существуя в прежней среде обитания предков, не возвращаются к морфофизиологической целостности предков. Другими словами, организм, состоящий из множественных характеристик и их комбинаций, не может повториться как прежнее целое. Отдельные морфологические черты и структуры, присущие предкам и исчезнувшие у потомков, могут появиться вновь, но они будут базироваться уже на других эволюционных уровнях. Такие повторы отражают конвергенцию, гомеоморфию и жизненные формы и поэтому не могут служить опровержением закона необратимости эволюции. Приведем один из примеров. У палеозойских

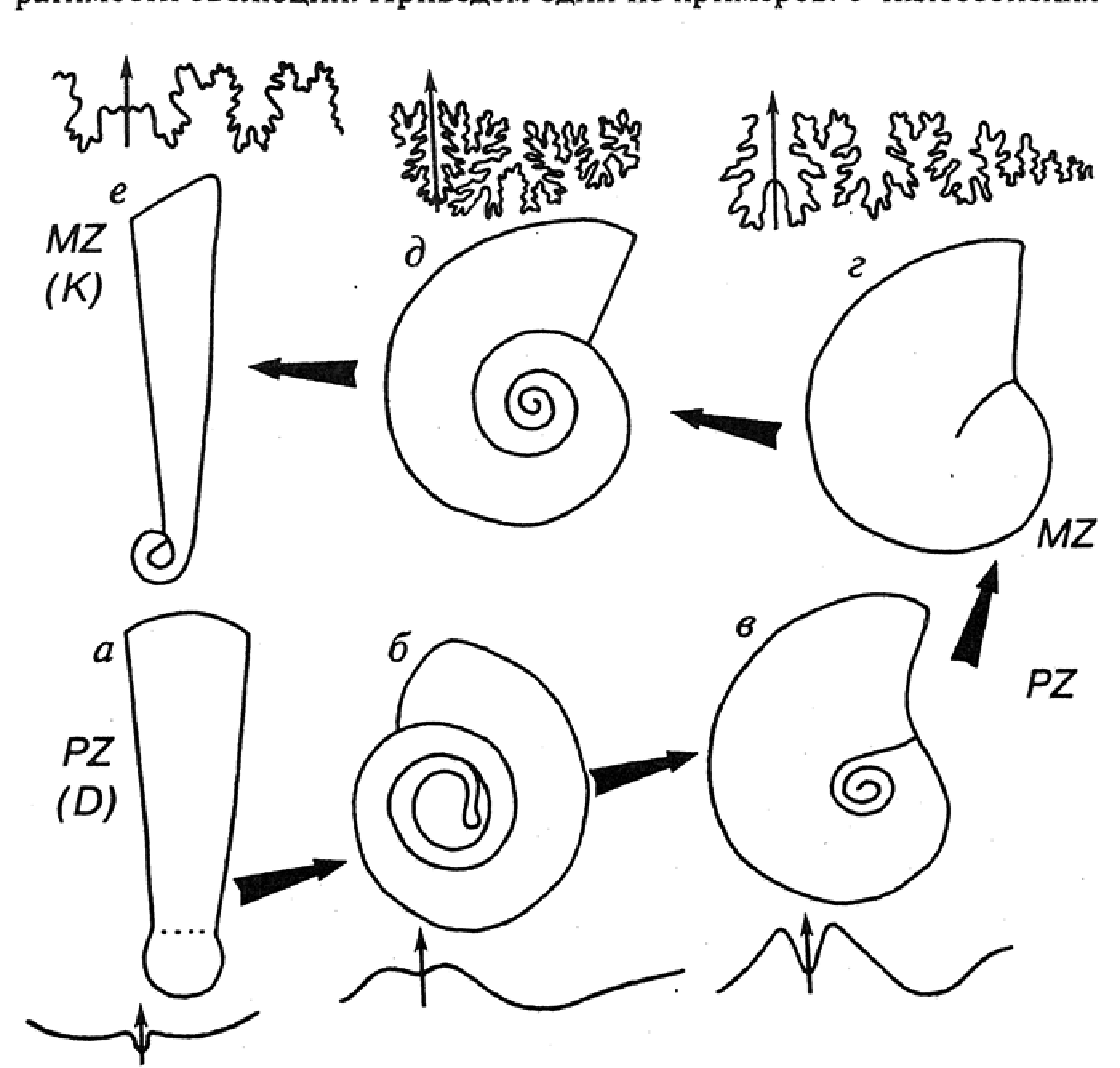


Рис. 18. Схема преобразований раковин и лопастных линий аммоноидей
а — предполагаемый предок аммоноидей из подкласса Bactritoidea (род Lobobactrites); *б* — раннедевонский аммонит с умбиликальным зиянием (род Erbenoceras); *в–д* — различные мономорфные аммоноидеи; *е* — один из гетероморфных потомков (род Baculites)

предков аммоноидей раковина была прямая. В ходе эволюции раковина начала изгибаться, а затем сворачиваться в плоскую спираль. В мезозое несколько раз от плоскоспиральных форм вновь появлялись аммоноидеи с различно развернутыми раковинами. Но в отличие от предков тип лопастной линии (изгибы перегородок) у потомков был иной (рис. 18). Кроме того, как правило, другая была и скульптура. Таким образом, полное тождественное повторение организма, даже на уровне строения скелета, не состоялось. Та же картина наблюдается и в эволюции других групп.

Биологический прогресс и регресс. История органического мира показывает, что различные группы организмов когда-то появляются, затем, как правило, испытывают расцвет, преобразуются в процессе онто-, асто-, филогенеза в другие группы организмов или вымирают полностью. А.Н. Северцов (1912, 1914, 1925, 1939) предложил различать в истории развития организмов два состояния, которые он назвал биологическим прогрессом и биологическим регрессом.

Биологический прогресс характеризуется тремя признаками: 1) увеличением численности особей, 2) расширением ареала распространения, 3) усилением дифференциации прежней группы на новые систематические группировки (популяции → подвиды → виды). Биологический прогресс, как правило, связан с морфофизиологическим прогрессом. Но известны случаи, когда биологический прогресс испытывают группы морфофизиологически деградирующие, как, например, паразиты.

Биологический регресс как состояние, противоположное биологическому прогрессу, характеризуется теми же тремя признаками, но со знаком минус: 1) уменьшением численности особей, 2) сокращением ареала распространения, 3) уменьшением числа систематических группировок.

Преобразование одной группы организмов в другую происходит в состоянии биологического прогресса, когда начинается дифференциация исходной группы на новые систематические единицы. Но такой переход предков в потомки означает, что предковая группа, например какой-нибудь вид, начинает исчезать, т.е. испытывать биологический регресс, а его потомки или некоторые из них биологически прогрессируют. Палеонтологическая летопись показывает, что такие переходы наблюдаются в истории органического мира бесконечно и на разных систематических уровнях, а не только на уровне видов. Биологический регресс, сопровождающийся специализацией, приводит в конце концов к вымиранию. Ярким примером служит история развития подкласса аммоноидей, появившегося в девоне и вымершего в конце мела. Биологический прогресс аммоноидей наблюдался в палеозое и

мезозое на протяжении свыше 100 млн лет. С середины позднего мела начинается биологический регресс, окончившийся быстрым вымиранием. Продолжительность биологического регресса, как правило, меньше продолжительности биологического прогресса.

Ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация, ценогенез. Биологический прогресс, по А.Н. Северцову, достигается четырьмя различными способами, которые он назвал «ароморфоз», «идиоадаптация», «дегенерация» и «ценогенез». Первые три способа (направления) эволюции являются морфофизиологическими (рис. 19), а последний — эмбриональным и личиночным.

Ароморфоз характеризуется усложнением морфологии и функций, что поднимает общий эволюционный уровень и интенсивность жизнедеятельности организмов (греч. airo — поднимать; morphe — вид, образ). Вся история органического мира свидетельствует об ароморфозах, приводящих к последовательному усложнению организмов от бактерий до человека. С ароморфозами связано появление крупных систематических подразделений: в ранге надцарств, царств, типов, подтипов и классов. Например, происхождение надцарства эукариот, имеющих клеточное ядро, от прокариот, не имеющих такового; возникновение подцарства многоклеточных животных от одноклеточных; появление типов членистоногих и моллюсков от кольчатых червей и т.д.

Идиоадаптация характеризуется дифференциацией морфологии и функций, что помогает потомкам лучше, чем предкам, приспособиться к изменившимся разнообразным условиям обитания (греч. idios — своеобразный; лат. adaptare — приспособлять). С идиоадаптацией связано появление подклассов, отрядов, семейств и более низких систематических категорий. Примером идиоадаптации являются различные отряды двустворок, слабо дифферен-

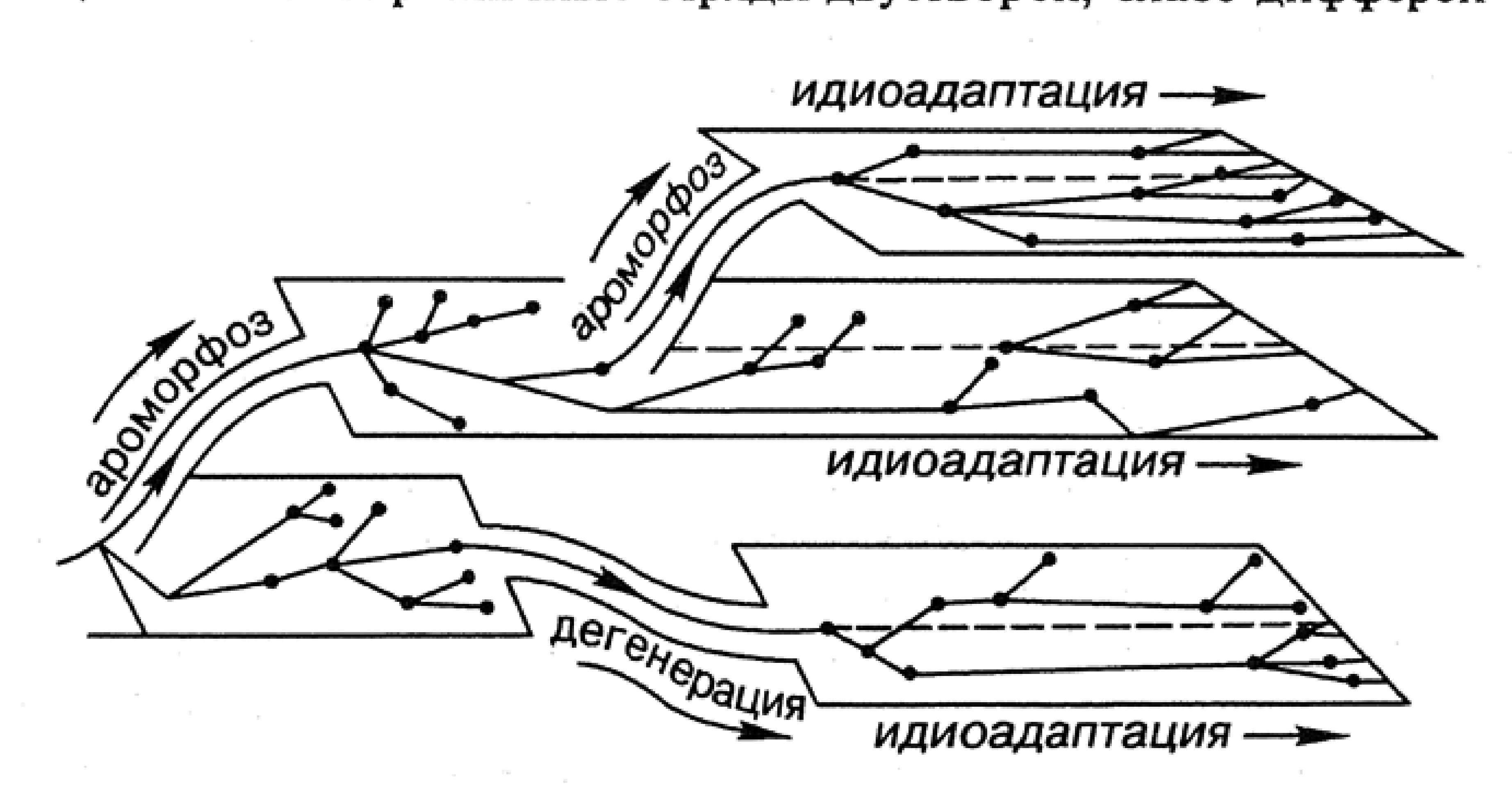


Рис. 19. Схема направлений эволюционного процесса (Северцов, 1939)

цированные по морфологии, но характеризующиеся каким-нибудь преобладающим образом жизни. Так, двустворки отряда рядозубых относятся преимущественно к ползающему бентосу, отряда связкозубых — к зарывающемуся бентосу, а отряда толстозубых (рудисты) — к неподвижному бентосу, прикрепленному или свободнолежащему. Идиоадаптации отвечают и различные группировки особей в стаде. Так, среди обезьян наблюдаются особи, почти не спящие ночью, из-за чего они непроизвольно начинают выполнять роль «ночных сторожей». Идиоадаптация часто приводит к специализации.

Дегенерация характеризуется упрощением морфологии и функций, что понижает общий эволюционный уровень (лат. degenerare — вырождаться). Дегенерация всегда связана с узкой специализацией и сопровождается упрощением строения. Но следует иметь в виду, что дегенерация может приводить как к биологическому регрессу и вымиранию, так и к биологическому прогрессу (не путать с морфофизиологическим прогрессом), что, например, наблюдается среди паразитов. Особенно ярко это проявляется у вирусов — внутриклеточных паразитов, представляющих собой сильно упрощенные бактерии. Среди ископаемых животных дегенерацию испытывают из табулятоидей некоторые сирингопориды, живущие в симбиозе с определенными видами и родами строматопорат.

БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ

Под *биотическими событиями* понимают значительные преобразования, зафиксированные в истории развития жизни. В такие события вовлекаются внушительные массы организмов на огромных, почти всеглобальных пространствах. К биотическим событиям относят: а) возникновение жизни, б) массовые появления и в) массовые вымирания организмов крупного таксономического ранга.

Возникновение жизни. Жизнь — это «активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры» (Биологический энциклопедический словарь, 1989). Проблемы возникновения жизни изучают многие научные дисциплины: биохимия, молекулярная биология, микробиология, органическая химия, геохимия и т.д. В палеонтологической летописи сведения о первой жизни представлены химическими молекулами (хемофоссилии) и микроскопическими тельцами различного облика (эуфоссилии). Самые древние находки тех и других носят дискуссионный характер: эуфоссилии

или псевдофоссилии (см. рис. 26). Так, утверждение о находке микроскопических дрожжевидных образований в Гренландии на рубеже 3,8 млрд лет, названных исуасферами (Isuaesphaera), подвергается сомнению. Исуасферы, возможно, являлись газожидкостными пузырьками. Находки сферических и эллиптических микроскопических телец на рубеже 3,7 млрд лет, возможно, уже относятся к биологическим объектам. Из пород этого возраста выделены углеводороды, имеющие смешанное, абиогенное и биогенное, происхождение. Находки биохимических и морфологических фоссилий на рубеже 3,5–3,2 (группа Онвервахт и др.), 3,1 (сланцы Фиг-Три), 2,7 млрд лет (сланцы Соуден) считают биогенными.

Таким образом, на данный момент палеонтологические данные указывают, что жизнь возникла не раньше чем 3,8–3,7 млрд лет и не позже чем 3,5 млрд лет назад. Начиная с рубежа 3,7–3,5 млрд лет химическая эволюция дала начало биологической. Предполагают, что на стадии химической эволюции органические соединения имели равное количество левых и правых изомеров, т.е., обладали зеркальной симметрией. Последующее нарушение зеркальной симметрии привело к исчезновению «правых» аминокислот и «левых» сахаров. Нарушение симметрии, как полагают, явилось толчком перехода хемомолекул в биомолекулы. Причина нарушения симметрии неясна. Ее искажение объясняют внутренней или внешней причиной или их сочетанием. Внутренняя причина связана с неустойчивостью зеркальной симметрии, приводящей к «левым» и «правым» отклонениям (сравнить с изменчивостью). Появившиеся отклонения сохраняются и закрепляются (сравнить с наследственностью и естественным отбором). Внешние причины изменения симметрии видят в катастрофическом срыве с Земли первичной атмосферы, в шквальной метеоритной бомбардировке и т.д.

Первыми «созданиями» химико-биологической эволюции были хемосинтезирующие бактерии анаэробного варианта, способные жить в бескислородной среде. В качестве окислителей служили неорганические вещества, такие как углекислый газ, соединения серы, нитраты и другие, реже — органические вещества хемогенного, а затем и биогенного происхождения.

Массовые появления. В палеонтологической летописи к впечатляющим массовым появлениям жизни можно отнести много событий. Из них укажем следующие, отметив начало появления.

3,8–3,5 млрд лет (AR_1). Возникновение жизни. Появление бактерий и (?)цианобионтов. Литосфера начинает обогащаться породами биогенного происхождения.

3,2 млрд лет (AR_2). Появление достоверных цианобионтов. Литосфера приобретает биогенные карбонатные толщи, названные

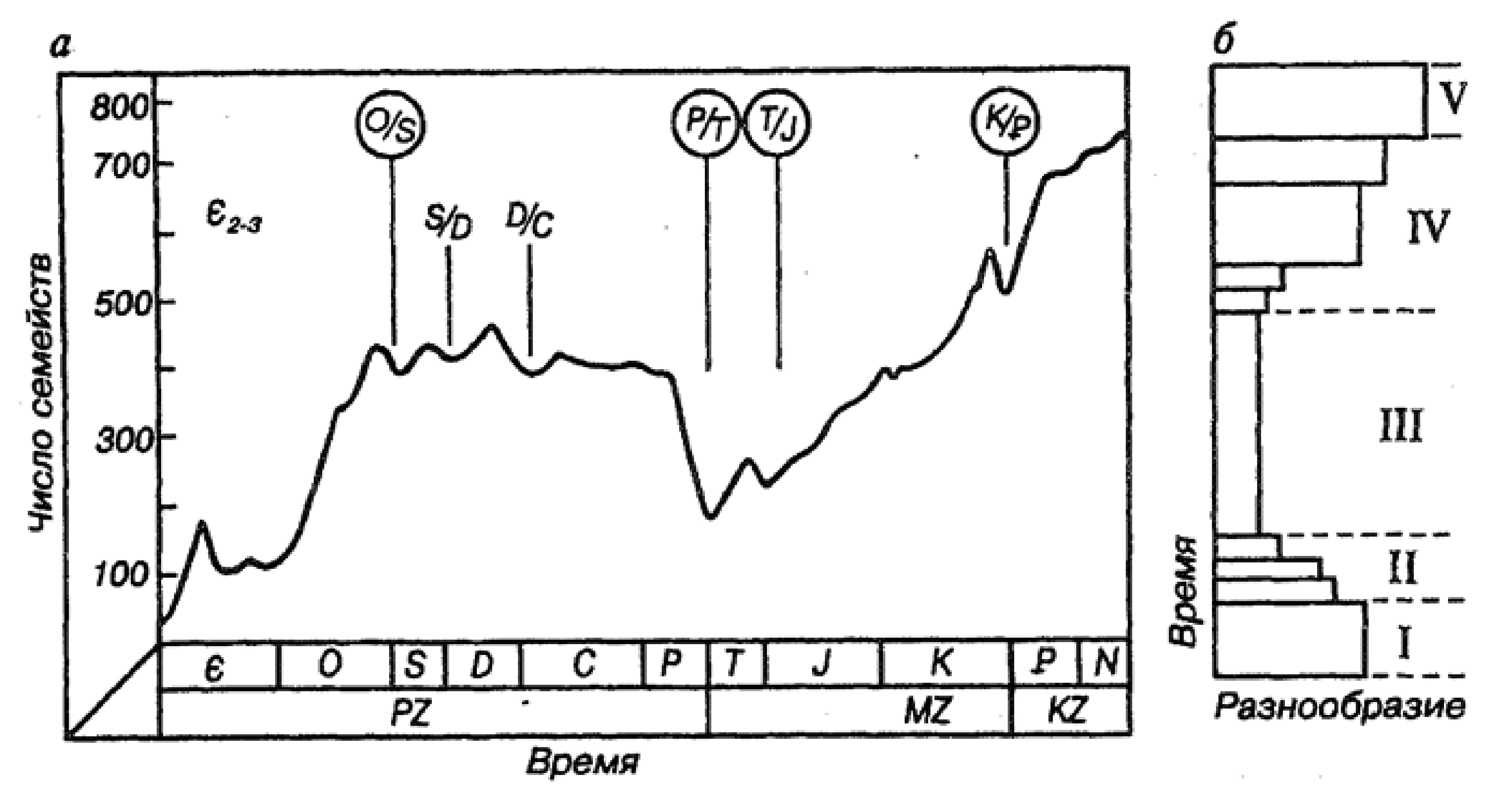


Рис. 20. Изменение биоразнообразия (Алексеев, 1989)
а — график изменения числа семейств морских животных в фанерозое; *б* — схема последовательности изменения биоразнообразия: I — исходный максимум разнообразия, II — интенсивное вымирание, III — время низкого разнообразия, IV — интенсивное появление новых таксонов, V — конечный максимум нового разнообразия

строматолитовыми. Атмосфера начинает обогащаться молекулярным кислородом, выделяемым цианобионтами при фотосинтезе.

1,8–1,7 млрд лет (PR_1/PR_2). Появление аэробных бактерий и (?)одноклеточных водорослей.

1,0–0,7 млрд лет (R_3–V). Появление достоверных многоклеточных водорослей и морских бесскелетных беспозвоночных, представленных книдариями, червями, членистоногими и (?)иглокожими.

600–570 млн лет ($Є_1$). Первое массовое появление минеральных скелетов в царстве животных почти у всех известных типов.

415 млн лет (S_2/D_1). Массовое появление наземной растительности.

360 млн лет (D). Массовое появление первых наземных беспозвоночных (насекомые, паукообразные) и позвоночных (земноводные, рептилии).

60 млн лет (MZ/KZ). Массовое появление покрытосеменных растений и млекопитающих.

2,8 млн лет (N_2). Появление человека.

Массовое появление новых форм, как и вымирание, шло ступенчато с различной скоростью (рис. 20). По меркам геологического времени большинство биотических событий происходило довольно быстро. Быстрый процесс возникновения новых органических форм иногда называют анастрофой (греч. ana — вверх, высшая степень; strophe — кружение, оборот).

Вымирание организмов. Палеонтологическая летопись свидетельствует, что в пределах какого-то времени любая филогенетическая веточка исчезает. Вымирание происходит не только, когда изменяются условия обитания, но и при довольно стабильном режиме Земли. Исчезновение групп фиксируется по трем основным сценариям. В одном случае выпадение прежней группы связано с ее эволюционными преобразованиями в последующие группы потомков. Здесь происходит переход одних групп организмов в другие. В ином случае прекращение существования связано собственно с вымиранием. Третий путь представляет сочетание первых двух: какое-то время идет преобразование, а затем группа вымирает. Конечный результат всех трех направлений совпадает — прежняя группа исчезает. Вымирание, как и появление новых групп, идет разными темпами. Кроме того, этот процесс осложняется периодами расцвета, угасания группы и перестройками среды. Продолжительность существования группы зависит и от таксономического ранга. Наибольшую продолжительность имеют надцарства и царства (3,8 и 1,7 млрд лет), наименьшую — виды и подвиды (от 0,5 до 20 млн лет).

В палеонтологической летописи наблюдается много рубежей массового вымирания. Вымирания по масштабу и выражению не одинаковы. В одном случае вымирают виды, в другом — роды, семейства, отряды. В фанерозое наиболее заметные массовые вымирания произошли в течение среднего–позднего кембрия, на границе ордовика–силура, силура–девона, девона–карбона, перми–триаса, триаса–юры, мела–палеогена (см. рис. 20). Массовые вымирания происходят ступенчато в интервале от нескольких до 10–35 млн лет. При большой скорости вымирания ступенчатость в масштабе всего геологического времени смотрится как почти «мгновенное» скачкообразное изменение. Такие вымирания относят к разряду внезапных бедствий, т.е. к катастрофам (греч. kata — вниз; strophe — кружение, оборот).

Вымирания связаны с двумя причинами: внутренней (морфофизиологическое состояние) и внешней (абиотическая и биотическая среда обитания). Обе причины действуют одновременно, но внешняя, особенно абиотическая, проявляется ярче и поэтому ее часто принимают за единственную. Среди внутренних причин вымирания называют: исчерпание жизненного запаса сил («старение» и «смерть» по аналогии с индивидуальной жизнью); сокращение диапазона изменчивости; понижение качества полового и бесполого размножения; специализация. Отсюда проистекает невозможность приспособления к изменяющимся условиям жизни. Среди внешних факторов вымирания рассматривают: изменение соотношения море—суша, вызванное сменой глобального

тектонического режима; усиление вулканической деятельности и землетрясений; изменение расположения климатических поясов; глобальные колебания уровня океанов; изменение состава атмосферы; разрыв пищевых связей и качество пищи; повышение радиоактивности за счет миграции из недр Земли; космические причины (взрыв сверхновой звезды, столкновение с астероидом, метеоритная бомбардировка).

Привлечение космических причин для объяснения вымираний наиболее популярно. В середине XX в. массовые вымирания связывали с гипотезой периодических взрывов сверхновых звезд, вызывающих усиление радиации, что влекло за собой мутационный взрыв и гибель большинства организмов. В последней четверти нашего века стали разрабатывать гипотезу периодических столкновений с астероидами, обогащенными иридием. В соответствии с ней столкновение вызывает выброс огромного количества пыли в стратосферу, что на какое-то время задерживает доступ солнечного света на Землю. Такое объяснение казалось особенно привлекательным для массовых вымираний на рубеже мезозоя—кайнозоя. Действительно, на этой границе во многих местах обнаружены отложения, обогащенные иридием (Испания, Канада, Австралия, Южная Америка, Казахстан). В то же время в Крыму и других регионах обогащение иридием на данном уровне не наблюдается. Кроме того, фактическое вымирание динозавров и головоногих началось задолго до предполагаемого столкновения с «иридиевыми» астероидами. Более того, уменьшение солнечного света на границе мезозоя—кайнозоя должно было привести к массовой гибели наземных растений. В действительности прослеживается обратная картина — массовое развитие растений, особенно покрытосеменных.

Скорее всего для объяснения катастрофических вымираний на разных рубежах фанерозоя не обязательно прибегать к экзотическим причинам. Вымирания хорошо объясняются сочетанием двух довольно простых причин: внешней — изменением палеогеографической ситуации, когда планетарная трансгрессия сменяется регрессией, и внутренней — морфофизиологическим состоянием организмов, что приводит к общей дестабилизации. С трансгрессиями и регрессиями, по-видимому, связано и изменение уровня океана. Глобальные регрессии приводят к массовым вымираниям одних организмов и сохранению небольшого числа других. Последующая трансгрессия и стабилизация обстановки вызывают массовое появление новых форм.

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ (СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ) ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ ОБЩЕЙ ШКАЛЫ

Общая геохронологическая шкала была построена как событийная последовательность, где события разного происхождения и масштаба стали воспринимать как материальное выражение геологического времени, хотя сами термины «события», «событийность» появились только в конце XX в. В основу геохронологической шкалы в период ее становления были положены изменения органического мира, но тщательно учитывались также тектонические и литопетрографические параметры. Неповторимость и необратимость эволюции органического мира (палеонтологический метод) явились и являются основой построения шкалы, особенно для фанерозоя. Для докембрия палеонтологический метод труднее использовать из-за неполноты или отсутствия ископаемых. Тем не менее и в стратиграфии рифея и венда благодаря палеонтологическому методу достигнуты значительные результаты. Иерархия, номенклатура, названия и индексы геохронологических и стратиграфических подразделений были сконструированы в довольно короткий срок на II–VIII сессиях Международного геологического конгресса (МГК, 1881–1900 гг.). В настоящее время уточняют объем и границы почти всех подразделений с одновременным расчленением их на более мелкие единицы. Вот несколько примеров. Недавно изменили границу между мезозоем и кайнозоем, так как датский век стали рассматривать как начало палеогена, а не как окончание мелового периода. Каменноугольный период американская школа геологов разделяет на два периода (снизу): миссисипский и пенсильванский, с чем склонна сейчас согласиться и европейская школа. В последнее время ранг некоторых «веков» повышают до ранга «эпох». Например, лландовери, венлок и лудлов в иностранных работах рассматривают уже как эпохи.

Основная конструкция шкалы и прежде всего ее историческая последовательность и иерархия рангов оказались стабильными и изменению не подвергались. В настоящее время принята следующая иерархия подразделений общей шкалы (в последовательности понижения):

Геохронологические подразделения	Стратиграфические подразделения
акрон	акротема
эон	эонотема
эра	эратема (группа)
период	система
эпоха	отдел
век	ярус
фаза (хрон, хронозона, зональный момент)	зона

Четвертичную систему предлагают делить на разделы, а их на звенья, подразделяя последние на ступени — термохроны, криохроны (Стратиграфический кодекс, 1992, статья III. 3. 9–11).

Геохронологические (стратиграфические) подразделения получили специальные названия (табл. 2), которые отражают разные особенности подразделений, например положение в шкале (протерозой, палеозой, мезозой, четвертичный); географическое положение стратотипической местности (кембрий, девон, пермь, юра); название древних племен, обитавших в стратотипической местности (венд, ордовик, силур); состав пород (карбон, мел).

В зависимости от точки зрения исследователей стратиграфическая шкала насчитывает два—три эона и от пяти до восьми эр. В эоне «фанерозой» выделяют три или четыре эры, 12 или 13 периодов, 32–34 эпохи, от 90 до 130 веков и более 500 хронозон. Общепринято деление фанерозоя на три эры: палеозой, мезозой, кайнозой. Но есть предложение делить его на четыре эры: палеозой, метазой, мезозой и кайнозой. Другой пример: границу между протерозоем и палеозоем одни исследователи проводят в основании венда, другие — в основании кембрия.

Наиболее спорны шкалы четвертичного периода и докембрия. Сравнение четвертичного периода с другими периодами фанерозоя показывает, что по содержанию, объему и продолжительности он отвечает одному хрону, т.е. части века, а не периоду (рис. 21). Следующая проблема: куда относить этот хрон — к концу неогена или началу нового периода? Время, связанное с производственной деятельностью человека, предлагают называть техноценом или техногеем.

Подразделения докембрия (PЄ) по сравнению с подразделениями фанерозоя более продолжительны по времени. По разным данным докембрий подразделяется на две—четыре эры. При делении докембрия на четыре эры учитывают закономерное (см. рис. 21, табл. 2) сокращение длительности эр во времени. Изменение продолжительности геохронологических подразделений объясняется разными причинами, в том числе закономерностями вращения Земли, тектоническими перестройками и циклически направленным ходом эволюции органического мира.

Абсолютную продолжительность геологической истории первоначально пытались вычислить косвенно, например по мощности отложений, сравнивая скорость накопления древних толщ со скоростью накопления современных осадков. С появлением изотопного метода была определена продолжительность большинства категорий, начиная с эона (эонотемы) и кончая веком (ярусом). Следует иметь в виду, что коэффициент ошибки при изотопном методе возрастает от молодых отложений к древним (см. табл. 1):

Таблица 2

Основные геохронологические (стратиграфические) подразделения

Эон (эонотема)	Эра (эратема)	Период (система)	Эпоха (отдел)	Век (ярус)
1	2	3	4	5
Фанерозойский (570 млн лет)	KZ — кайнозойская (65 млн лет)	Q(A) четвертичный или антропогеновый (2,0)	голоценовая (0,01)	
			плейстоценовая	
			эоплейстоценовая	
		1,6–2,3		
		N неогеновый (23)	поздняя, или плиоцен (3)	плезанский N_2p табианский N_2t
			ранняя, или миоцен (20)	мессинский N_1m тортонский N_1t серравалийский N_1s лангийский N_1l бурдигальский N_1b аквитанский N_1a
		25		
		₽ палеогеновый (40)	поздняя, или олигоцен (13)	хаттский ₽_3h рупельский ₽_3r латторфский ₽_3l
			средняя, или эоцен (17)	приабонский ₽_2p бартонский ₽_2b лютетский ₽_2l ипрский ₽_2i
			ранняя, или палеоцен (10)	танетский ₽_1t монский ₽_1m датский ₽_1d
		65±3		
	MZ — мезозойская (185 млн лет)	K меловой (80)	поздняя (33)	маастрихтский K_2m кампанский K_2cp сантонский K_2s коньякский K_2cn туронский K_2t сеноманский K_2c
			ранняя (47)	альбский K_1al аптский K_1a барремский K_1br готеривский K_1h валанжинский K_1v берриасский K_1b
		144		

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5
Фанерозойский (570 млн лет)	MZ — мезозойская (185 млн лет)	J юрский (70)	поздняя, или мальм (25)	титонский J_3t кимериджский J_3km оксфордский J_3o
			средняя, или доггер (20)	келловейский J_2k батский J_2bt байосский J_2b ааленский J_2a
			ранняя, или лейас (25)	тоарский J_1t плинсбахский J_1p синемюрский J_1s геттангский J_1h
		213		
		T триасовый (35)	поздняя (18)	рэтский T_3r норийский T_3n карнийский T_3k
			средняя (12)	ладинский T_2l анизийский T_2a
			ранняя (5)	оленекский T_1o индский T_1i
	248±5			
	PZ — палеозойская (322 млн лет)	P пермский (38)	поздняя (10)	татарский P_2t казанский P_2kz уфимский P_2u
			ранняя (28)	кунгурский P_1k артинский P_1ar сакмарский P_1s ассельский P_1a
		286		
		C каменноугольный, или карбон (74)	поздняя (10)	гжельский C_3g касимовский C_3k
			средняя (24)	московский C_2m башкирский C_2b
			ранняя (40)	серпуховский C_1s визейский C_1v турнейский C_1t
		360		
		D девонский (50)	поздняя (14)	фаменский D_3fm франский D_3f
			средняя (13)	живетский D_2gv эйфельский D_2ef
			ранняя (21)	злиховский D_1z пражский D_1p лохковский D_1l
		410		

1	2	3	4	5
Фанерозойский (570 млн лет)	PZ — палеозойская (322 млн лет)	S силурийский (30)	поздняя (13)	пржидольский S_2p лудловский S_2l
			ранняя (17)	венлокский S_1w лландоверийский S_1l
		440		
		O ордовикский (65)	поздняя (10)	ашгиллский O_3a
			средняя (30)	карадокский O_2c лландейльский O_2ll лланвирнский O_2l
			ранняя (27)	аренигский O_1a тремадокский O_1t
		505		
		Є кембрийский (65)	поздняя (18)	батырбайский Є$_3$b аксайский Є$_3$ak сакский Є$_3$s аюсаканский Є$_3$as
			средняя (17)	майский Є$_2$m амгинский Є$_2$am
			ранняя (50)	тойонский Є$_1$t ботомский Є$_1$b атдабанский Є$_1$a томмотский Є$_1$t
570±20				
PR — Протерозойский (~1800 млн лет); поздний	V вендский (80)			
	R — рифей	поздний (400)	общепринятые названия и ранги (эры, периоды) не выработаны	
		средний (300)		
		ранний (300)		
ранний	(900)			
2500±50				

1	2	3	4	5
AR — Археозойский (~1400 млн лет)				
		3800–4000		
Катархей (600 млн лет)				
		> 4500		

Примечание.

1. Для временного интервала 3800–4500 млн лет назад помимо термина «катархей» (греч. kata — вниз, archaios — древний) предлагают следующие названия: прискóй (лат. priscus — старинный, древний), хэдий, хэдский (hadal — пучинный).

2. Вместо названия «архей» использовано название «археозой», так как уже с рубежа 3,8 млрд лет известны бактерии, т.е. существовала жизнь (греч. zoe — жизнь).

3. Катархей, археозой и протерозой рассматриваются в ранге самостоятельных эонов. Термин «криптозой» и его синонимы исключены, так как «скрытая жизнь» благодаря новейшим исследованиям стала явной, а термины «археозой» (греч. archaios — древний) и «протерозой» (греч. proteros — первый) вполне отражают поступательный характер развития жизни.

4. В раннем кембрии томмотский и атдабанский века иногда объединяются в алданский, а ботомский и тойонский — в ленский.

5. В раннем девоне века лохковский, пражский и злиховский в сумме соответствуют прежде выделяемым векам жединскому, зигенскому и эмсскому.

6. В раннем карбоне для интервала, соответствующего серпуховскому веку, использовали название «намюрский век».

7. Ранний триас предлагают делить на четыре века: грисбахский, динерский, смитский, спэтский.

8. Для интервала, соответствующего титонскому и, видимо, нижней части берриасского века, в бореальной области используют название «волжский век».

9. Для палеогена, неогена и антропогена общепринятые подразделения не выработаны. В палеогене для юга бывшего СССР принято выделять: для раннего палеогена выше датского века — инкерманский, качинский века; для среднего палеогена — бахчисарайский, симферопольский, бодракский, альминский.

10. В неогене для юга бывшего СССР принято выделять следующие века: сарматский, мэотический, понтический, киммерийский, акчагыльский, с границей между ранним и поздним неогеном внутри понтического века.

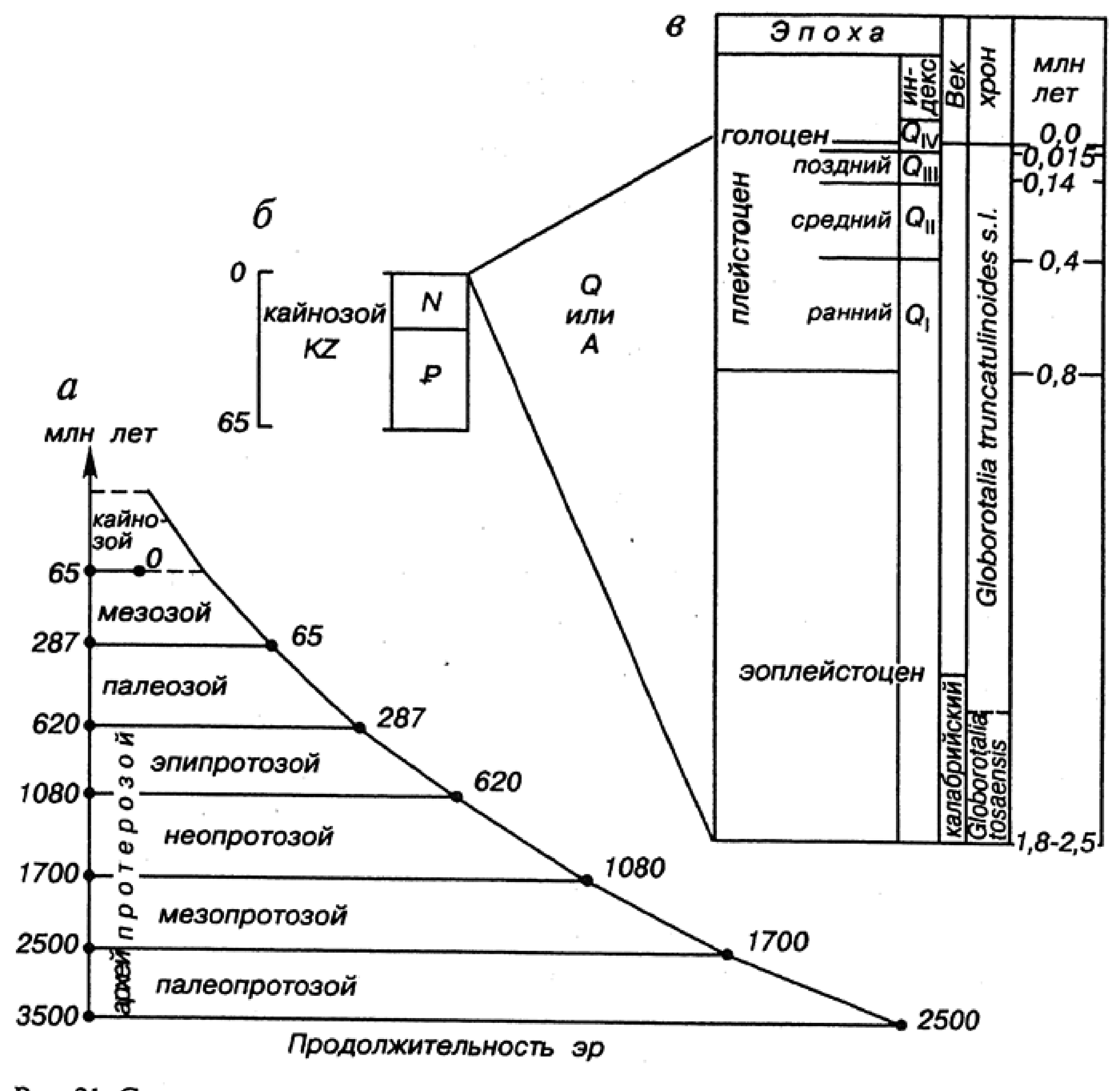


Рис. 21. Соотношение различных геохронологических подразделений (Салоп, 1970; Долицкий, 1980)

а — соотношение эр, *б* — соотношение периодов в кайнозойской эре; *в* — соотношение подразделений в четвертичное время

от ± 3 млн лет (граница мезозоя–кайнозоя) до ± 100 млн лет (начало протерозоя). В настоящее время принято говорить об изотопном возрасте, когда дают рубежи и объемы в единицах времени, и об относительном возрасте, по отношению раньше — позднее (древнее — моложе) и в этом случае используют имена собственные, например силур, юра, мел и т.д.

Имеются предложения разделить Международную геохронологическую шкалу на одинаковые отрезки времени и выделять соответственно подразделения, равные 1000, 100 и 10 млн лет. А от подразделений на эры, периоды, эпохи, века отказаться. При таком подходе теряется основной смысл геологической истории, состоящий, как и всякая история, из серии последовательных и параллельных событий, которые являются материальным и векторным

Таблица 3

Схема зонального деления аптского яруса, принятая Меловой комиссией МСК в 1979 г.

Ярус	Подъярус	Аммонитовые зоны
Аптский	верхний	Hypacanthoplites jacobi Acanthohoplites nolani, Diadochoceras nodosocostatum
	средний	Parahoplites melchioris Colombiceras crassicostatum, Epicheloniceras subnodosocostatum
	нижний	Dufrenoya furcata Deshayesites deshayesi Deshayesites weissi, Procheloniceras albrechtiaustriae Turkmeniceras turkmenicum

отражением времени от прошлого к настоящему. В противном случае время «безлико» и никакой информации не несет.

Необходимо остановиться и на степени возрастной детализации событий (отложений), получаемой палеонтологическим и изотопным методами. В качестве примера рассмотрим зональное деление аптского яруса. Смена комплексов аммонитов позволяет расчленять эти отложения на 3 подъяруса и 8 зон (табл. 3). Поскольку продолжительность аптского века составляет (по Харленду и др., 1985) около 6 млн лет, то время накопления отложений одной зоны (в усредненном варианте) можно оценить в 750 тыс. лет. Для этого уровня геологической истории ошибка в определении возраста методами изотопной геохронологии составляет ± 5 млн лет, что примерно равняется продолжительности одного века мелового периода. Возможность столь детального расчленения, которую в данном конкретном случае дает палеонтологический метод, вряд ли может быть достигнута в обозримом будущем в результате изотопных датировок.

Имеется еще один временной аспект палеонтологического метода, связанный с ростом организмов. У современных и ископаемых животных и высших растений наблюдаются струйки, линии, морщины и кольца роста. Одни из них соответствуют суткам или ночному–дневному времени суток (струйки, тонкие линии), другие — месяцам (морщины), третьи — годам (кольца). У ископаемых животных линии и кольца роста особенно хорошо фиксируются на внешнем морщинистом слое кораллов, на раковинах двустворчатых и головоногих моллюсков. Палеонтолог Дж. Уэллс (Wells, 1963), исследовав линии роста современных и ископаемых кораллов, получил любопытные результаты. Для девонских кораллов годовой цикл составил 385–410 дней, для каменноугольных — 385–390 и т.д. Последующие наблюдения в этом направлении позволили показать, что число дней в году на

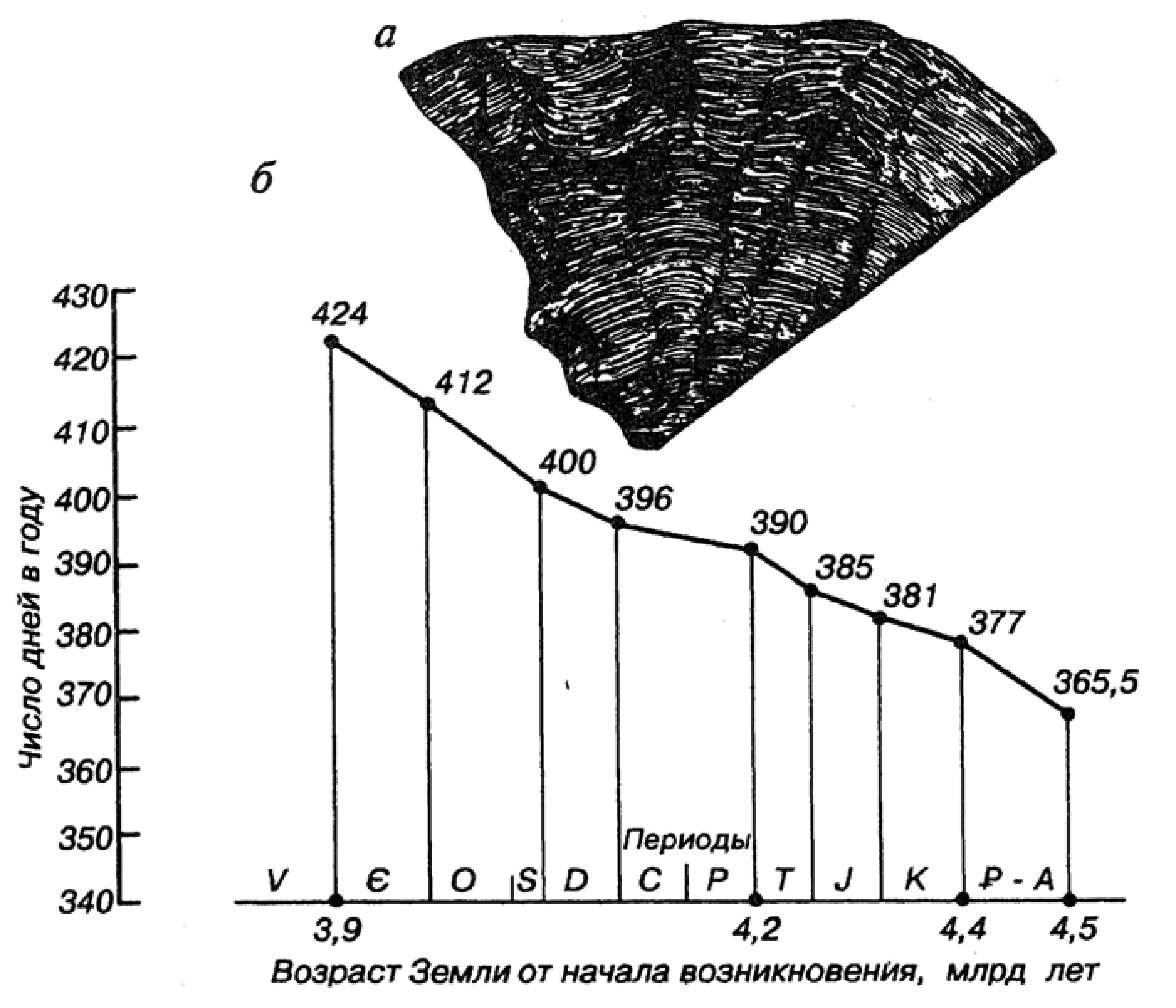


Рис. 22. Уменьшение числа дней в году в течение фанерозоя (Wells, 1963; Николов, 1986)

а — ископаемые кораллы с линиями роста на эпитеке, Закавказье, поздняя пермь; *б* — график изменения числа дней в году, вычисленный по линиям роста различных кораллов

протяжении фанерозоя сокращалось от 420–425 в кембрии до 365,25 в настоящее время (рис. 22). В течение фанерозоя происходило уменьшение числа дней в году, что указывает на замедление вращения Земли вокруг своей оси при условии, что длина орбиты вокруг Солнца осталась прежней. Правомерно и другое объяснение: Земля вращается вокруг своей оси с той же скоростью, но сокращается длина орбиты, т.е. Земля приближается к Солнцу. Возможно, что действуют оба процесса. Так палеонтологический метод дал абсолютное исчисление времени (число суток в году) для разных периодов геологического прошлого, что оказалось важным выводом для планетологии.

КЛАССИФИКАЦИЯ И СИСТЕМАТИКА

Общие положения. Под классификацией (лат. classis – разряд; facere — делать) понимают как разделение множества на отдельные подмножества, так и объединение более мелких группировок в более крупные. Основным правилом всех классификаций является выработка шкалы классификационных группировок, соподчиненных друг другу по принципу *иерархии* (греч. hierarchia — служебная лестница). Органический мир можно классифицировать с различных точек зрения, например с точки зрения условий существования (наземные и водные, бентос, планктон, нектон) или с точки зрения родственных либо пищевых связей и т.д. Но только классификация, основанная на родственных связях, дает возможность построения системы органического мира (греч. systema — целое, составленное из частей).

Построение естественной системы органического мира является процессом непрерывным, что связано с бесконечной серией все углубляющихся и усложняющихся исследований. В настоящее время с учетом ископаемого и современного материала выделяют от 4 до 26 царств, от 33 до 50 типов, от 100 до 200 классов, а общее число видов оценивается в несколько миллионов.

Большинство классификаций современных групп органического мира построено на основе кладистического метода, или кладистики (греч. klados — ветвь). *Кладистика* — один из вариантов построения родословного древа органического мира, базируемого на степени родства, но без учета геохронологической последовательности. Полученные таким методом родословные в целом объективно отражают уровни эволюции и степень родства групп, благодаря эмбриологическим, цитологическим и другим исследованиям. В настоящее время без учета палеонтологических данных, т.е. геохронологии, анализа признаков «предок–потомок» и «братья–сестры», основного звена развития и т.д., построение относительно стабильной филогенетической системы с длительным гарантийным сроком невозможно.

Существует много вариантов классификаций наблюдаемых признаков. Один из них — *комбинаторика* (лат. combinare — соединять, сочетать). Известные признаки изучаемой группы комбинируют в различных сочетаниях без учета геохронологии и достоверных связей предки–потомки. Часть таких комбинаций встречается в виде конкретных форм. Другие представляют реальные сочетания, хотя пока неизвестные, но теоретически возможные (рис. 23). Комбинаторика помогает искать недостающие звенья и не удивляться находкам, у которых сочетаются признаки невероятные на первый взгляд (например, отряд Кондилартры из плацентарных млекопитающих; ехидна и утконос из яйцекладущих млекопитающих и др.).

Теория и практика классификации органических объектов получила название *таксономия* (греч. taxis — расположение, строй, закон). Необходимо различать два понятия: таксоны и таксономические категории, или ранги таксонов. Таксоны представляют собой биологические объекты, а классификационные группировки получили название таксономических категорий, или рангов таксонов. Число таксонов как биологических объектов по мере познания органического мира все время возрастает.

Систематика (греч. systematikos — упорядоченный) представляет собой раздел биологии, в задачу которого входит, с одной стороны, описание всего многообразия как современных, так и вымерших организмов, а с другой — упорядоченное иерархическое расположение таксономических категорий по отношению друг к другу. Иногда термины «систематика», «таксономия» и «классификация» считают синонимами, и, видимо, именно в связи с этим исторически сложилось так, что наряду с понятием «таксономическая категория» нередко используют понятие «систематическая категория». Таким образом, систематика (таксономия, классификация) представляет собой прежде всего процесс исследования, а система — ее конечный результат. Естественно, что системы органического мира, построенные в различные времена, существенно отличаются друг от друга.

Создателем научной таксономики и систематики по праву является шведский натуралист К. Линней (см. выше). Он разработал правила и принципы классификации и построил иерархическую систему для известных в то время современных и ископаемых животных и растений. Работы К. Линнея базировались на трудах его предшественников, и в первую очередь Джона Рея.

Английский священнослужитель Д. Рей (1628–1705) оставил заметный след в развитии естествознания. Он был ботаником-систематиком, зоологом и путешественником. Д. Рей предложил разделять растения на две большие группы, которые ныне называются

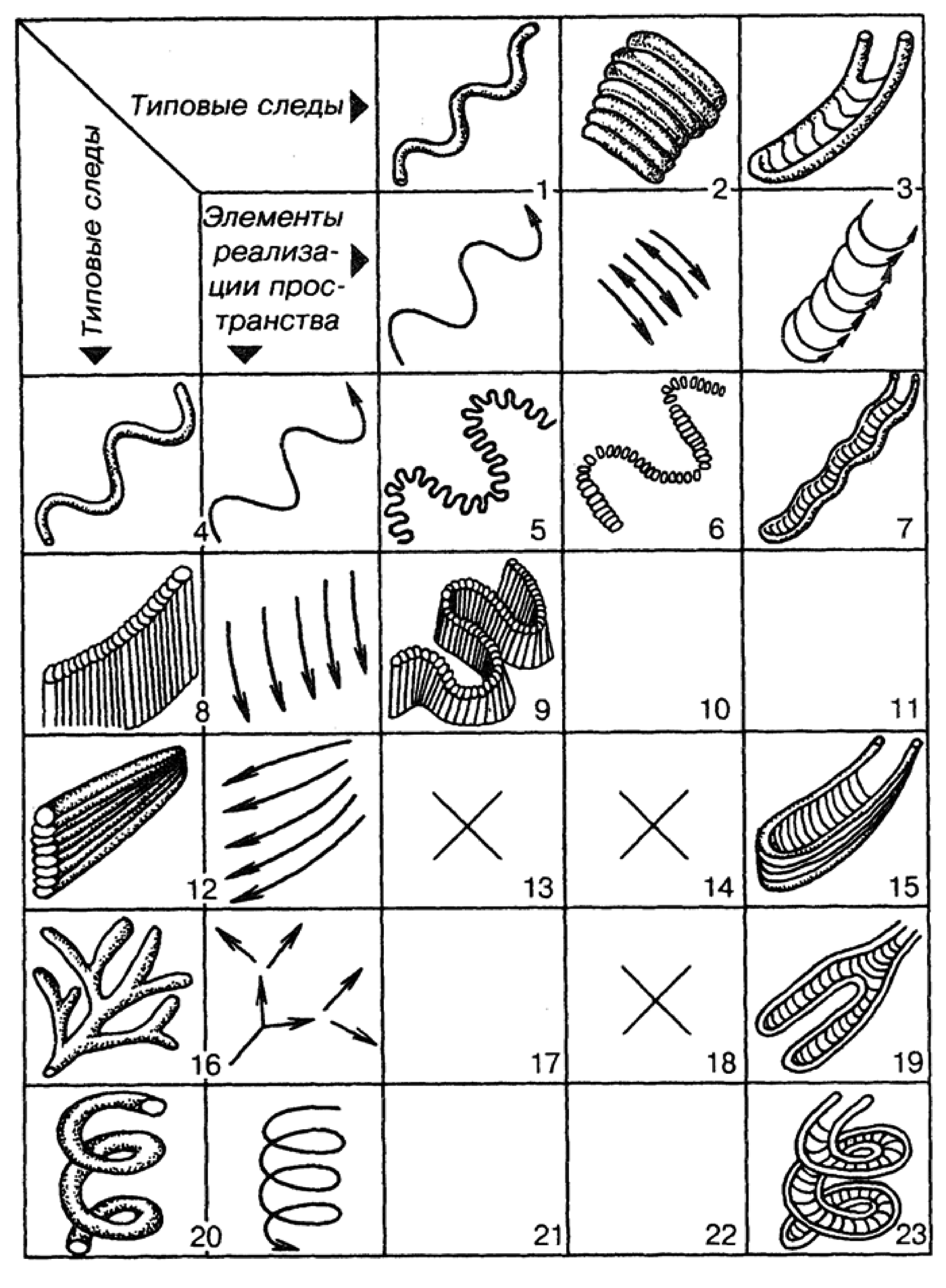


Рис. 23. Классификация ископаемых следов по методу комбинаторики (Федонкин, 1988, с сокращением)

1–9, 12, 15, 16, 19, 20, 23 — формы реально встреченные; 10, 11, 17, 21, 22 — комбинации возможные, но еще не встреченные; 13, 14, 18 — комбинации маловероятные или невозможные

«однодольные» и «двудольные». Он ввел понятия *«вид»* и *«род»*, а также впервые применил *бинарную номенклатуру* (лат. binarius — состоящий из двух частей; nomenclatura — перечень имен). Вид получил двойное наименование: первое слово отвечало названию рода, а второе — представляло соответственно видовое название, например Betula alba, т.е. береза белая.

К. Линней добавил еще три категории, и иерархия рангов таксонов, или иерархия систематических единиц, стала выглядеть следующим образом (от высшего к низшему): царство, класс, вид, разновидность. Кроме того, Линней ввел понятие «дифференцированный диагноз», заключающийся в том, что признаки, перечисленные в диагнозе высшего таксона, уже не даются в диагнозе следующего более низкого. Предложенное Реем бинарное написание вида Линней полностью поддержал. Ж. Кювье в начале XIX в. ввел дополнительный ранг «тип».

В настоящее время число основных таксономических категорий возросло до десяти: вид, род, триба, семейство, отряд, когорта, класс, тип, раздел, царство. Для ботанических объектов вместо названий «отряд» и «тип» используются соответственно «порядок» и «отдел», хотя некоторые авторы считают, что типу животных соответствует подотдел у растений (Криштофович, 1957). Есть предложение ввести категории «империя» или «доминион», объединяющие все формы жизни в противовес империям неживого. Используются и промежуточные таксономические категории, для чего вводятся приставки над-, под-, инфра- (например, надкласс, подкласс, инфракласс). Употребление перечисленных таксонов зависит от разнообразия группы, а иногда от степени ее изученности.

Благодаря систематике разнообразие жизни предстает не как хаотическое нагромождение организмов, а как определенным образом упорядоченная система, изменяющаяся от простого к сложному. Естественно стремление построить такую систему, которая отражала бы последовательность «предки → потомки». Исходным может быть постулат, что более простые организмы соответствуют предковым состояниям, а более сложные — последующим уровням развития. Но и простые организмы, развиваясь, образуют совокупности различной сложности. Для построения системы органического мира необходимо соблюдать два условия: 1) отношения предок → потомок, 2) положение таксономических группировок относительно друг друга. Более мелкие таксоны объединяются в более крупные.

Начиная с раннего средневековья международным языком ученых являлся латинский язык. Поэтому названия всех таксонов стали давать на латинском языке или латинизировать, если речь шла о географических названиях, именах и фамилиях. Латинские

названия видов обладают международным юридическим статусом, в то время как народные названия тех же видов такого статуса не имеют, и поэтому они отличаются в разных странах.

Все таксоны, кроме подрода, вида и подвида, имеют одинарные наименования. Запись названия подрода дают в двух наименованиях: например, Heliolites (Paraheliolites) — первое название обозначает род, а второе, находящееся в скобках, — подрод. Запись названия вида также дают в двух наименованиях, например Heliolites porosus, где первое название соответствует роду, а второе — виду.

Подвид имеет тройное название, например Epicheloniceras martini orientalis, где третье наименование отвечает подвидовому названию. В старых работах тройное название имели разновидности (var. = varietas, варьетет). В современных систематиках использование «варьетета» как систематической категории запрещено в связи с запутанностью содержания, так как под варьететами были описаны стадии роста, патологические формы и экологические модификации.

Для устранения путаницы при введении двух или более названий для какого-либо вида, рода или семейства было установлено правило приоритета. В соответствии с ним сохраняется первое предложенное название, а остальные рассматриваются как младшие синонимы. На таксоны более высокого ранга правило приоритета не распространяется.

Названия всех категорий, начиная с рода, дают с заглавной буквы. При указании автора, впервые описавшего ту или иную категорию, иногда указывают и год ее установления. Фамилии ученых, особенно знаменитых, нередко дают в сокращении, но всегда единообразно. Например, фамилию Линнея (Linnaeus = Linné) сокращают до L., Ламарка (Lamarck) до Lam.

Нередко вид первоначально был включен в состав одного рода, а впоследствии перенесен в другой. При таком «переносе» вида из одного рода в другой фамилию автора ставят в скобки. Например, в названии вида Heliolites porosus (Goldfuss) фамилия Гольдфусс стоит в скобках, так как он описал данный вид в составе рода Astraea.

Нередко для названия родов, принадлежащих к одной высшей категории, используют определенные окончания. Например, для археоциат — cyathus (Archaeo<u>cyathus</u>, Dokido<u>cyathus</u>), для ругоз — phyllum (Cysti<u>phyllum</u>, Bothro<u>phyllum</u>), для головоногих — ceras (Endo<u>ceras</u>, Cado<u>ceras</u>), для граптолитов — graptus (Mono<u>graptus</u>, Expanso<u>graptus</u>).

Для одноранговых таксонов в пределах одного или нескольких таксонов более высокого ранга выдерживают определенные

окончания. В зоологии для классов и надотрядов употребляют окончание -oidea (подкласс Nautiloidea, надотряд Tabulatoidea), для отрядов -ida (Nummulitida), для подотрядов -ina, для надсемейств -oidea, -acea, -aceae (Cardiaceae), для семейств -idae (Heliolitidae). В ботанике классы имеют окончание -opsida, а порядки -ales. Наиболее четко выдерживаются окончания семейственной группы.

Особенности построения систематики и использования таксонов в палеонтологии. Формы сохранности ископаемых организмов не всегда позволяют вписать их в общую естественную систему. Особенно большие трудности возникают при систематизации разрозненных (дискретных) скелетных элементов, отпечатков мягкого тела и продуктов жизнедеятельности. Для выяснения систематического положения таких групп используют метод современного аналога, т.е. ищут сходный ныне живущий организм, обладающий подобными скелетными элементами и продуктами жизнедеятельности. С его помощью определяют уровень сложности и специфику организации, а исходя из этого устанавливают таксономический ранг и место в общей системе. Тем не менее именно систематическое положение таких групп постоянно является предметом дискуссии. Иногда их рассматривают как сателлиты и приложение к определенному таксону или как совокупности неясного систематического положения (incertae sedis — неопределенное место; проблематики).

Классификации изолированных разрозненных (дискретных) скелетных элементов являются искусственными. Большие трудности вызывает систематизация ископаемых растений, компоненты которых, как правило, сохраняются изолированно (споры, пыльца, семена, плоды, листья, побеги, стволы, корни). В результате разные части одного растения нередко получают самостоятельные родовые и видовые названия. Продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов тоже описывают как роды и виды естественной систематики, что неверно.

В искусственной систематике, чтобы избежать путаницы с таксонами естественной систематики, предлагают выделять особые таксоны (паратаксоны): например субтурма, турма, антетурма. Таксон родового ранга в искусственной систематике предлагают называть «орган-род» или «форм-род» в отличие от «настоящего» рода в естественной систематике. Таксонометрическую единицу «мультиэлементный род» предлагают использовать при описании «зубного аппарата» конодонтоносителей, где отдельные элементы аппарата в начале изучения получили самостоятельные родовые и видовые названия.

В практике палеонтологических исследований, когда невозможно точно определить ископаемое, используют номенклатуру,

названную открытой. В открытой номенклатуре приняты следующие дополнительные обозначения (в порядке алфавита): aff., cf., ex gr., incertae sedis, incertus, s.l., s.str., sp., sp.indet. Ниже дана их расшифровка:

aff. (affinis) — родственный, близкий какому-нибудь виду; например Nautilus aff. N.pompilius;

cf. (conformis) — похожий, сходный с каким-нибудь видом; например Lytoceras cf. L.postfimbriatum;

ex gr. (ex grege) — из стада; например Globigerina ex gr. G.bulloides означает, что данный экземпляр принадлежит к роду Globigerina и относится к группе вида Globigerina bulloides;

incertae sedis — неопределенное место; используется, когда невозможно указать принадлежность к семейству и выше;

incertus — неизвестный; употребляется для категорий начиная с семейства и выше; например Spiriferida incertae familiae означает, что данный экземпляр относится к отряду Spiriferida, но семейство неизвестно (на ранг отряда указывает окончание -ida); Athyris incerti ordinis означает, что неизвестна отрядная принадлежность рода Athyris;

s.l. (sensu lato или sensu latiore) — в широком или очень широком смысле; например Spirifer s.l.;

s.str. (sensu stricto или sensu strictiore) — в узком или очень узком смысле;

sp. (species) — экземпляр не определен до вида вследствие каких-то обстоятельств; например Heliolites sp. означает, что экземпляр относится к роду Heliolites, но вид не определен, предположим, из-за недостатка литературы;

sp.indet. (species indeterminata) — экземпляр невозможно определить до вида; например Strophomena sp.indet. означает, что экземпляр относится к роду Strophomena, но вид определить невозможно из-за плохой сохранности.

СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Систему органического мира изображают в двух основных вариантах: в виде родословного древа различной сложности, ветви которого связаны родственными отношениями и соответствуют определенным таксонам или как перечень названий таксонов в иерархической последовательности. Последовательность одноранговых таксонов в перечне дают, соблюдая ход «от простого к сложному». Система органического мира, принятая в учебнике, состоит из империи, разделенной на 2 надцарства и 5 царств:

Империя Жизнь. Imperium Vita
Надцарство Доядерные организмы. Superregnum Procaryota
Царство Бактерии. Regnum Bacteria
Царство Цианобионты. Regnum Cyanobionta
Надцарство Ядерные организмы. Superregnum Eucaryota
Царство Растения. Regnum Phyta
Царство Грибы. Regnum Fungi
Царство Животные. Regnum Zoa (Animalia)

Более дробные подразделения от подцарств до отрядов приведены в соответствующих разделах систематической части, причем степень дробности дана в соответствии с конкретным палеонтологическим материалом, описанным в учебнике.

Независимое развитие зоологии и ботаники привело к тому, что в некоторых случаях одинаковые ранги таксонов получили разные названия (синонимы) или разные ранги получили одинаковые названия (омонимы). Это касается как латинских названий, так и их переводов на русский язык. Особая сложность обусловлена несовпадением латинского термина «Divisio», который в ботанике переводят как отдел, более или менее соответствующий типу в царстве животных, а в зоологии как раздел — таксон более высокого ранга, чем тип.

Это чрезвычайно затрудняет систематизацию растений и животных в пределах одного учебника.

Нами принята следующая иерархия высших таксонов:

Царство Растения Regnum Phyta	Царство Животные Regnum Zoa
Подцарство Низшие растения, или Таллофиты Subregnum Thallophyta	Подцарство Простейшие, или Одноклеточные Subregnum Protozoa
Подцарство Высшие растения, или Теломофиты Subregnum Telomophyta	Подцарство Многоклеточные Subregnum Metazoa
Надотдел Споровые растения Superdivisio Sporophyta	Надраздел Примитивные многоклеточные Superdivisio Parazoa
Надотдел Семенные растения Superdivisio Spermatophyta	Надраздел Настоящие многоклеточные Superdivisio Eumetazoa
Надотделы подразделяются на отделы	Надразделы подразделяются на разделы, подразделы и типы

В 1866 г. Э. Геккель выделил самостоятельное царство Protista — Протисты (греч. protistos — самый первый). Современные сторонники обособления царства Protista включают в него однокле-

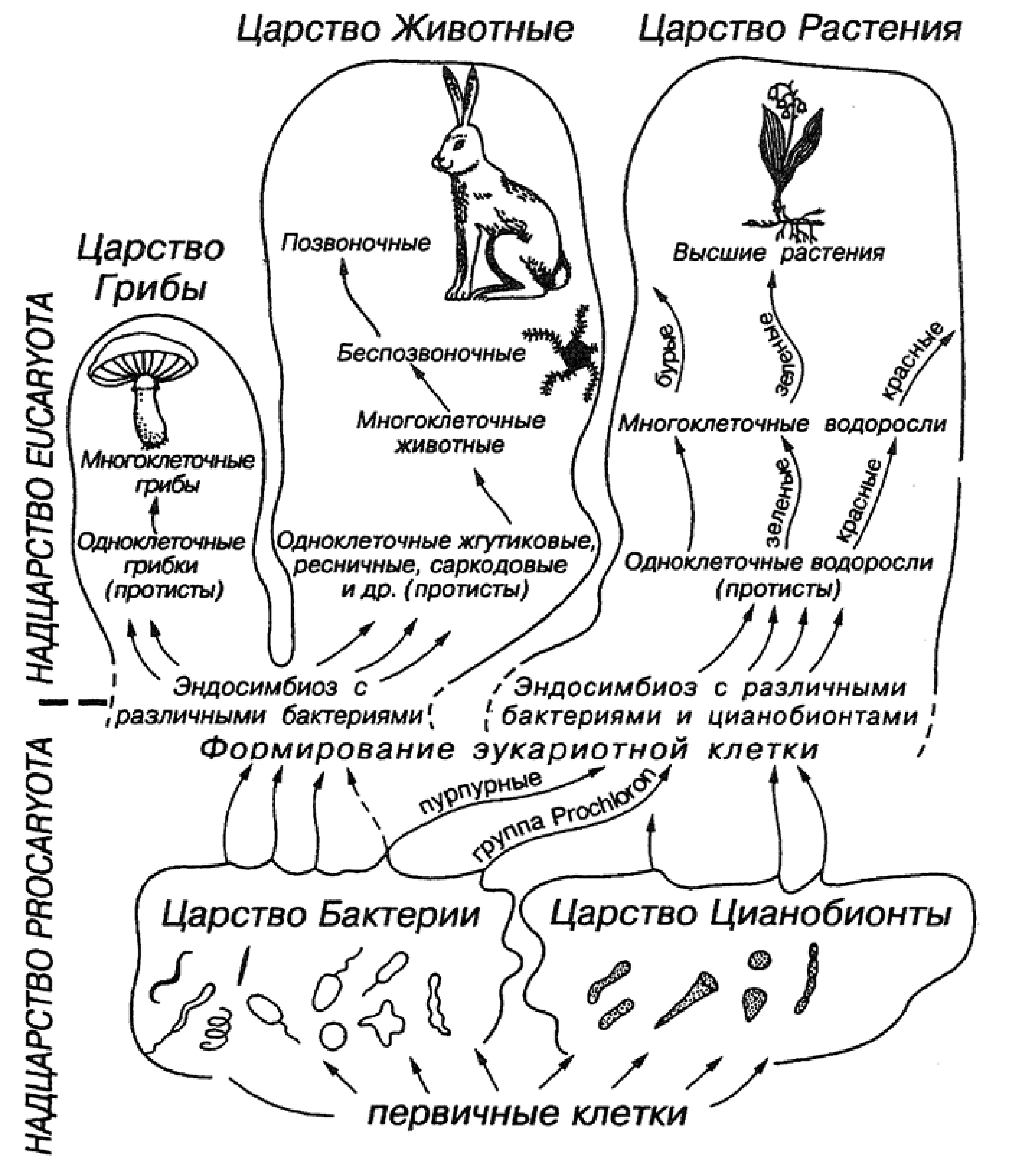


Рис. 24. Схема эволюции органического мира согласно теории симбиогенеза

точных эукариот, осуществляющих биосинтез как по варианту растений, так и по варианту животных (саркодовые, жгутиковые, ресничные, эвгленовые, зеленые одноклеточные водоросли, динофиты, низшие грибы и др.).

Существует гипотеза, что на первых этапах эволюции органического мира широко проявлялся процесс возникновения более сложных организмов за счет слияния нескольких простых (симбиогенез, эндосимбиоз). Считают, что современные эукариотные клетки животных, грибов и растений являются результатом сложного длительного и многократного эндосимбиоза бактерий и цианобионтов с первичной эукариотной клеткой (рис. 24). В формировании

эукариотной клетки животных принимали участие различные бактерии. Предполагают, что клеточные структуры, такие как, например, жгутики и реснички, являются бывшими спирохетоподобными бактериями, а митохондрии — это внедрившиеся аэробные бактерии и т.д. В формировании растительной клетки принимали участие как различные фотосинтезирующие бактерии (пурпурные и др.), так и цианобионты, давшие начало пластидам (хлоропластам), осуществляющим фотосинтез.

На рис. 24 изображена схема эволюции органического мира и происхождения надцарства ядерных организмов (Eucaryota) согласно теории симбиогенеза.

Родословное древо царства животных и растений см. на рис. 71 и 77.

НАДЦАРСТВО ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. SUPERREGNUM PROCARYOTA

(лат. pro — раньше, вместо; греч. karyon — ядро)

Одноклеточные и многоклеточные организмы без обособленного ядра, цитоплазма имеет стенку; генетическая информация сосредоточена в единственной хромосоме. Размеры прокариот от 0,015 мкм до 20 см. Они появились в интервале 3,7–3,1 млрд лет. Прокариоты разделяются на два царства: бактерии и цианобионты. Питание у них осуществляется в процессе хемосинтеза и фотосинтеза (рис. 25). Нередко прокариот описывают под общим названием «монеры».

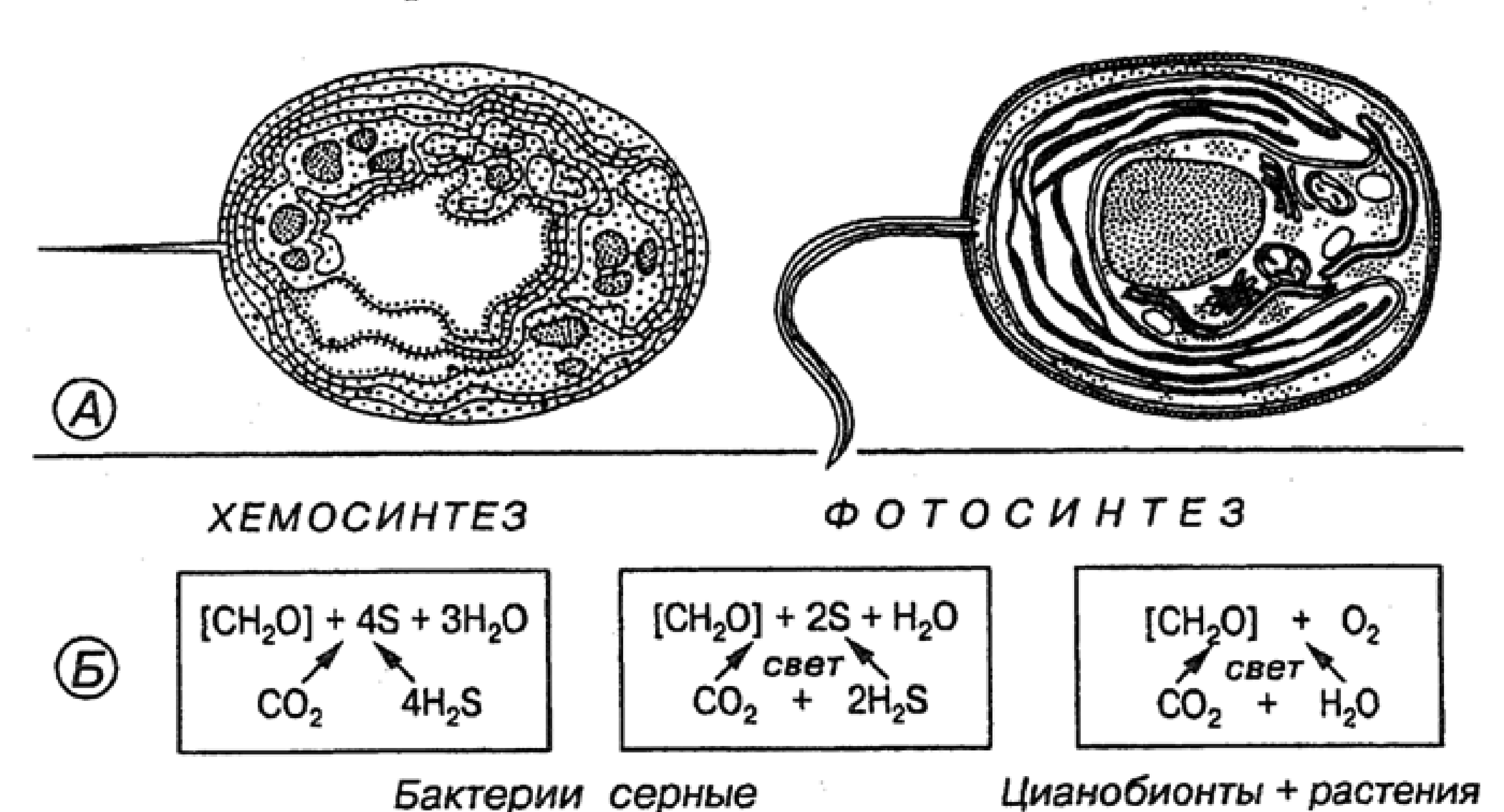


Рис. 25. А. Схема строения прокариотной и эукариотной клетки (Lipps, 1993)
Б. Схема фото- и хемосинтеза

ЦАРСТВО БАКТЕРИИ. REGNUM BACTERIA

(греч. bacterion — палочка)

Бактерии представляют собой микроскопические организмы, размер которых обычно около 1–5 мкм. Одноклеточные бактерии и их группировки могут иметь нитевидную, палочковидную, округлую, спиральную, звездообразную или зонтиковидную форму (рис. 26). В денсали («черные» и «белые» курильщики) обнаружены гигантские бактерии размером до 10 000 мкм (0,01 м).

Среди бактерий встречаются автотрофные и гетеротрофные формы. Первые создают органические вещества из неорганических, вторые используют готовые органические вещества. Большинство бактерий являются автотрофами, обычно их называют *литотрофами*. Процессы обмена веществ у автотрофных бактерий идут без использования света (хемосинтез, хемолитотрофы) либо только на свету (фотосинтез, фотолитотрофы). По типам обмена веществ бактерии чрезвычайно разнообразны. Различают серообразующие, железисто-марганцевые, азотные, ацетатные, метано-, углеродообразующие и другие группы бактерий. Роль бактерий в геологических процессах чрезвычайно велика. С их деятельностью связано образование различных полезных ископаемых: железных руд (железистых конкреций, джеспилитов), пирита, серы, графитов, карбонатов, фосфоритов, нефти, газа и др.

Достоверные находки бактерий известны из кремнистых пород, имеющих возраст около 3,5 млрд лет, проблематичные находки датируются с уровня 3,8 млрд лет. Скорее всего бактерии появились независимо в различных средах обитания. В настоящее время они населяют все водные бассейны от литорали до абиссали, а также обитают в почве и горных породах, в воздухе, внутри других организмов. Они живут в горячих источниках при температуре, превышающей 100°С, и в соленых водах с концентрацией NaCl до 32%.

Некоторые исследователи объединяют с бактериями вирусы, считая, что их способ существования в виде внутриклеточных паразитов привел к упрощению строения. Другие выделяют вирусы в самостоятельное царство Vira, рассматривая их как доклеточную форму жизни. Вирусы в ископаемом состоянии пока не обнаружены.

ЦАРСТВО ЦИАНОБИОНТЫ. REGNUM CYANOBIONTA

(греч. kyanos — синий; bion, biontos — живущий)

Одиночные и колониальные организмы с постоянной формой клеток без обособленного ядра. Размеры одиночных форм микроскопические — около 10 мкм. Размеры колоний, а особенно продуктов их жизнедеятельности (строматолиты) могут достигать

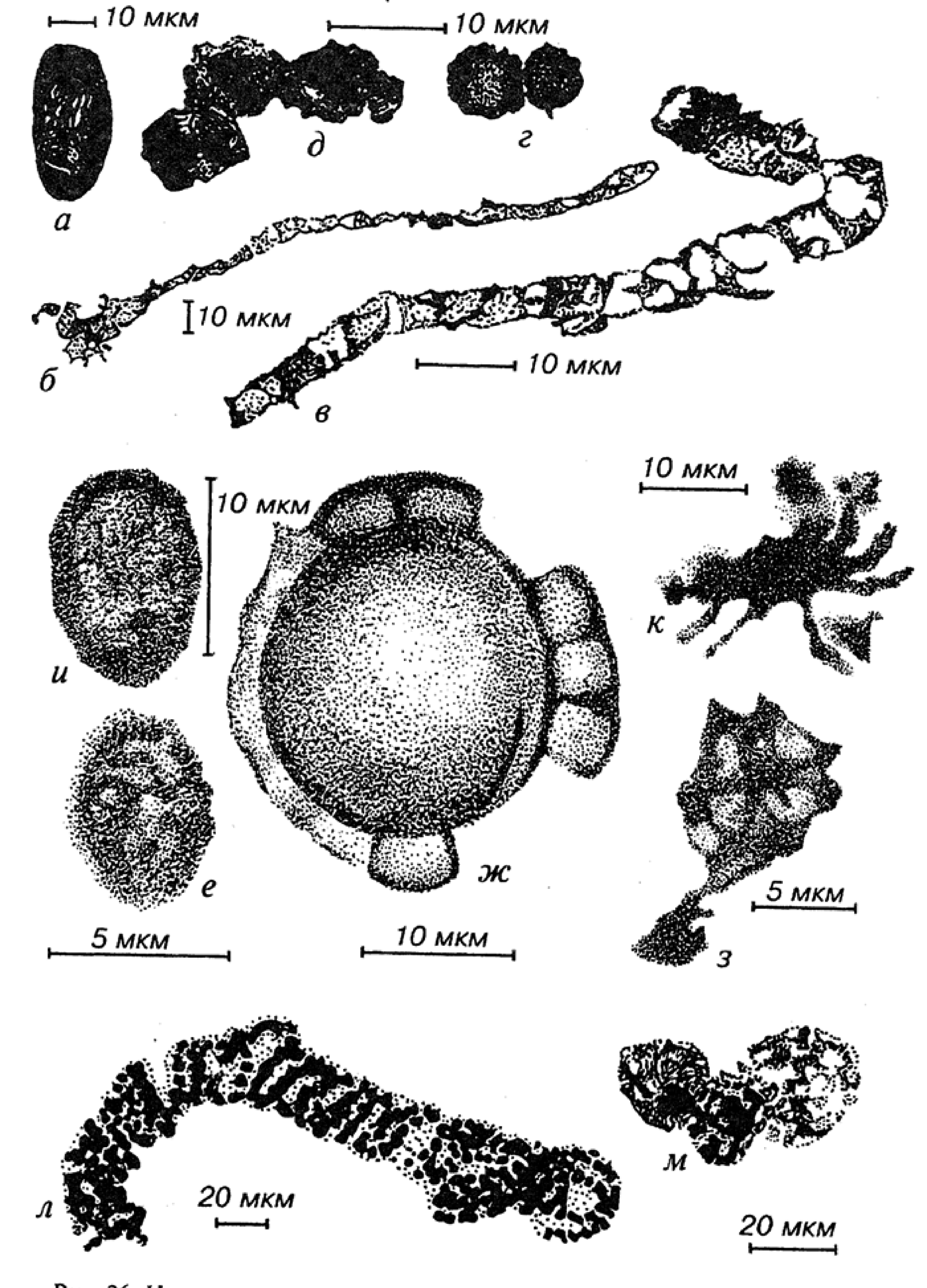


Рис. 26. Ископаемые прокариоты и эукариоты (?) археозоя и протерозоя
а — древнейший (?) организм (3,8 млрд лет); *б–д* — прокариоты, представленные бактериями и цианобионтами (*б–г* — 3,5 млрд лет, *д* — 2,5 млрд лет); *е–к* — прокариоты и эукариоты (?) (2 млрд лет); *л* — Spirillopsis — вероятно, нитчатые серные бактерии; *м* — плотные оболочки неясного систематического положения (*л, м* — венд) (*а–д* — Earth's..., 1983; *е–к* — Крылов, 1968; *л, м* — Burzin, 1995)

многих сотен метров. Колониальные формы покрыты общей слизистой оболочкой. В самом организме, на его поверхности и в слизистой оболочке, может происходить накопление карбонатов, приводящее в дальнейшем к формированию известняков. Известковые слоистые образования получили название строматолитов.

Строматолиты различаются по форме построек, типу микроструктуры (текстуры) и характеру боковой поверхности (рис. 27). Эти характеристики отчетливо наблюдаются на продольных и поперечных разрезах. Строматолиты имеют пластовую, желваковую и столбчатую форму с различными переходами между ними. Онколиты в отличие от строматолитов представлены неправильно-округлыми небольшими образованиями от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Исследования формирования современных строматолитов показывают, что они являются результатом взаимодействия цианобионтов и бактерий на уровне симбиоза, а возможно, и симбиогенеза.

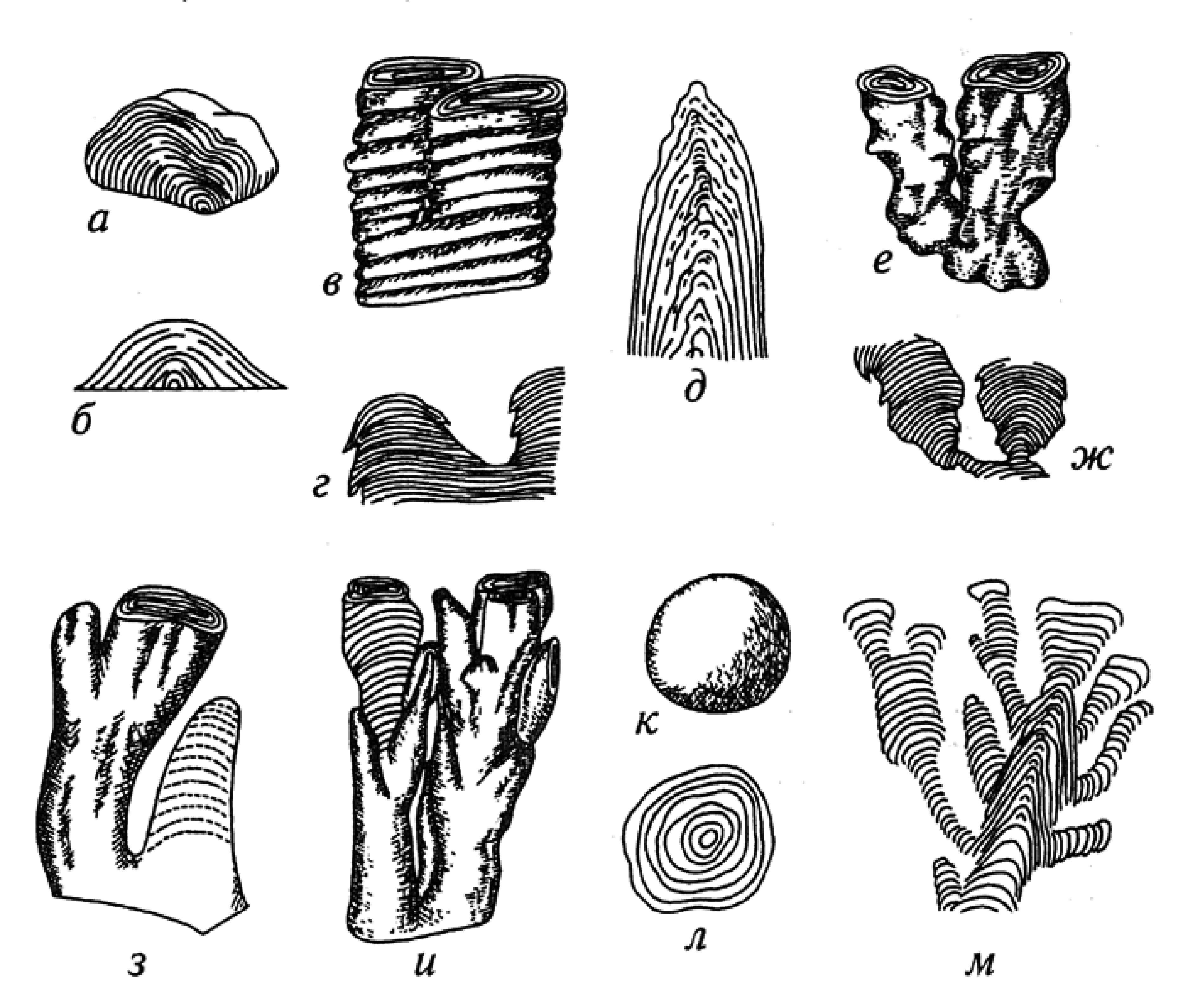


Рис. 27. Строматолиты (AR–Q). Внешний вид и продольные сечения
а, *б* — пластовые строматолиты Collenia (AR–Q); *в–и* — столбчатые и желваково-столбчатые строматолиты: *в*, *г* — Kussiella (R), *д* — Conophyton (PR), *е*, *ж* — Baicalia (R_{2-3}), *з* — Minjaria (R_3), *и* — Gymnosolen (R_3), *к*, *л* — онколиты Osagia (AR–Q); *м* — Yakutophyton (PR), отдельные фрагменты единой постройки отвечают морфотипам разных «родов»

Процесс накопления карбонатов и образования строматолитов можно представить следующим образом. На мелкие неровности нарастает колония цианобионтов вместе с бактериями, образующими основу. В слизистой оболочке выделяется кальций, извлеченный из воды. Одновременно в пространстве между индивидами накапливаются осадки. После гибели живых организмов остается карбонатная корочка, которая в межсезонье роста засыпается осадками. Повторные циклы роста цианобионтов (и бактерий), обусловленные климатической сезонностью, приводят к формированию сложных биогенно-седиментационных карбонатных толщ суммарной мощностью до 100–1000 м.

Линейный рост обусловил образование собственно *строматолитов*, сферический — *онколитов*, а смешанный узорчатый тип — *катаграфий*. Все они могут принимать участие в формировании рифогенных сооружений типа биостромов и биогермов. Протерозойские постройки обычно имеют сложное строение. В основании они сложены пластовыми строматолитами, выше преобразующимися в столбчатые и желваковые разрастания. Ориентировка разрастаний меняется от вертикальной и веерообразной в центре биостромов и биогермов до наклонной и горизонтальной по периферии. Различные морфотипы строматолитов, онколитов и катаграфий получили самостоятельные родовые и видовые названия. Форма построек строматолитов зависит преимущественно от экологических факторов, и поэтому их можно использовать для восстановления физико-географических факторов прошлых бассейнов: солености, температуры, глубины и гидродинамики.

Цианобионты наряду с фикоцианом, фикоэритрином, каротином имеют и хлорофилл. Перечисленные пигменты определяют розоватую, желтоватую, сине-зеленую, а иногда почти черную окраску. Цианобионты появились около 3,5 млрд лет назад; благодаря наличию хлорофилла они являются первыми фотосинтезирующими организмами, продуцирующими биогенный молекулярный кислород.

Современные цианобионты живут и в пресных и в морских бассейнах; в последних — в зоне мелководья не глубже 150 м, но преимущественно на глубине от 0 до 20 м. Цианобионты переносят загрязнение и резкие колебания физико-химических условий. Диапазон температур — от ледниковой минусовой до почти кипящей (85°С) в горячих источниках. Диапазон химического состава среды обитания от пресных, солоноватоводных и нормальных морских до засоленных, обогащенных нитратами и сульфатами. Некоторые цианобионты обитают в почве и на ней, на камнях, в пустынях и т.д.

По отсутствию ядра цианобионты сближаются с бактериями, а по наличию хлорофилла и способности к фотосинтезу — с водорослями. По этим признакам их иногда называют «цианобактерии» и включают в состав бактерий, а нередко (особенно раньше) рассматривают среди водорослей в ранге отдела (синезеленые водоросли).

В иерархии живых организмов цианобионты находятся на более высокой ступени, чем бактерии (имеют более сложную структуру и пигменты), но на более низкой, чем водоросли (отсутствует ядро).

НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. SUPERREGNUM EUCARYOTA

(греч. eu — хорошо, настоящий; karyon — ядро)

Эукариоты одноклеточные или многоклеточные организмы, подразделяющиеся на три царства: растения, животные и грибы. В отличие от прокариот они имеют обособленное ядро. Размеры эукариот изменяются в диапазоне от 10 мкм (одноклеточные) до 33 м (длина китообразных) и 100 м (высота некоторых хвойных). Эукариоты — потомки прокариот, они появились значительно позднее последних, примерно на уровне 1,5–1,7 млрд лет (ранний протерозой).

Растения в противоположность животным способны путем фотосинтеза создавать органические соединения из неорганических; у них существенно иные клетки; процессы ассимиляции и диссимиляции; форма существования неподвижная (исключая пассивно плавающий планктон). Большинство животных способны к самостоятельному перемещению в пространстве. Кроме того, у животных преобладает половое размножение, а бесполое наблюдается у некоторых беспозвоночных и у низших хордовых. У растений бесполое (вегетативное) размножение распространено гораздо шире, чем у животных.

Не всегда можно четко разграничить одноклеточные растения и животные. Так, среди жгутиковых имеются как несомненные растительные, так и несомненные животные организмы. Первые синтезируют органические вещества, являются автотрофами и рассматриваются в царстве растений (отдел динофитовые водоросли), а вторые питаются готовыми органическими соединениями и включаются в царство животных. Некоторые формы занимают промежуточное положение и в этой связи не лишено основания выделение самостоятельного царства Protista.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ. REGNUM PHYTA

(греч. phyton — растение)

Разнообразные, преимущественно неподвижные одноклеточные и многоклеточные организмы, имеющие верхушечный рост, плотные, преимущественно целлюлозные оболочки клеток и автотрофный способ питания. Для всех растений характерен фотосинтез: с помощью энергии света, поглощаемой хлорофиллом, реже другими пигментами, они выделяют молекулярный кислород, а из неорганических соединений создают органические.

Клетка растений состоит из цитоплазмы, которая содержит ядро, *вакуоли* — полости и *органоиды* — разнообразные пластиды. Последние ограничены мембранами и представляют самостоятельные внутриклеточные образования, различающиеся формой, размерами, окраской и функцией. Твердая целлюлозная оболочка клетки пронизана порами, нередко пропитывается солями и минерализуется.

Достоверные находки растений известны с верхов венда, хотя, несомненно, они возникли значительно раньше.

Царство растений разделяется на два подцарства, отличающихся между собой уровнем организации и средой обитания: Thallophyta — низшие растения и Telomophyta — высшие растения. Низшие растения обитают в разнообразных водных бассейнах, и для них используется собирательное название «водоросли», т.е. растущие в воде. Распространение водорослей ограничено глубиной проникновения света (не более 200 м), среди них имеются как донные — бентосные формы, так и пелагические — планктонные. Высшие растения обитают в наземных условиях, встречаясь почти на всех широтах, лишь небольшое число из них ведет вторично-водный образ жизни.

Растения обычно сохраняются в ископаемом состоянии в виде отдельных частей (стебель, листья, корни, органы размножения), которые к тому же встречаются изолированно друг от друга. Это создает значительные трудности при реконструкции облика ископаемых растений.

ПОДЦАРСТВО НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ. SUBREGNUM THALLOPHYTA

(греч. thallos — зеленая ветвь)

Низшие растения — одноклеточные и многоклеточные организмы, живущие в воде (водоросли), изредка в почве. Они имеют единое тело (таллом, слоевище), в котором не выделяются корень, стебель и листья. Размеры водорослей изменяются от микро-

скопических (несколько микрометров) до гигантских (свыше 50 м). Размножение осуществляется половым и бесполым путем. У многих групп имеются различные минерализованные покровные образования (покровные клетки, чехлы, оболочки). Достоверные находки известны с рифея.

В основу выделения отделов, число которых превышает 10, положено число клеток (одноклеточные и многоклеточные), различный набор окрашивающих пигментов и особенности минерального скелета.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ, ИЛИ БАГРЯНЫЕ, ВОДОРОСЛИ. DIVISIO RHODOPHYTA

(греч. rhodon — роза; phyton — растение)

Красные водоросли по некоторым признакам приближаются к цианобионтам. К ним относятся многоклеточные, изредка одноклеточные организмы, которые в противоположность всем другим водорослям не имели жгутиков. Клетки слоевища ориентированы определенным образом, располагаясь на соответствующих сечениях в виде продольных и концентрических структур (рис. 28). Формы преимущественно морские (95%), наибольшее разнообразие наблюдается в тепловодных бассейнах; реже пресноводные. Цвет от красного до голубовато-зеленого, на глубине более темный, чем у поверхности. Цвет определяется сочетанием пигментов фикобилина, фукоксантина, каротина и ксантофилла.

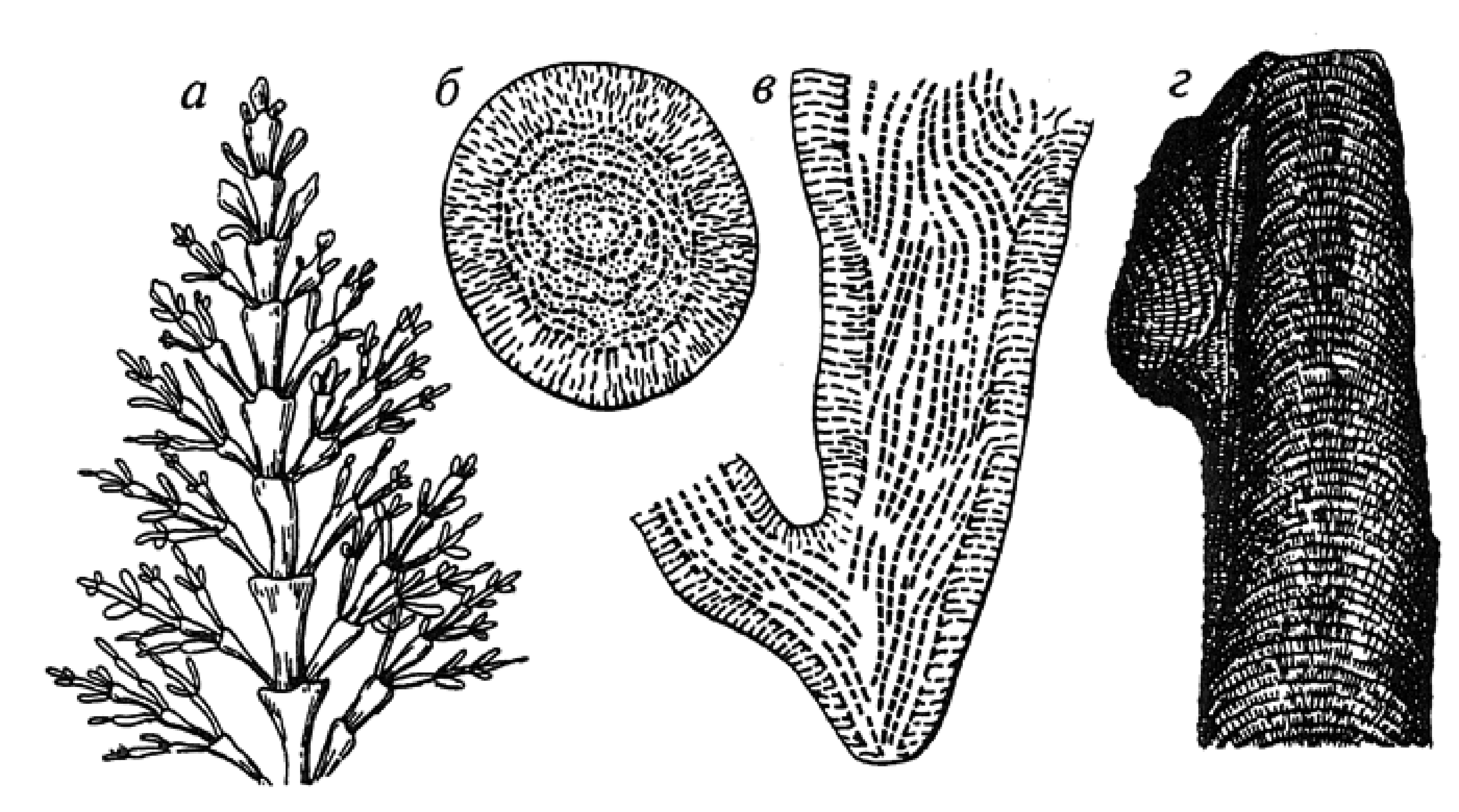


Рис. 28. Отдел Rhodophyta (Є–Q)
а — Corallina, общий вид (K–Q); *б, в* — Petschoria, поперечный и продольный разрезы (C_3); *г* — Archaeolithothamnium, разрез ($₽_2$)

Слоевища некоторых красных водорослей могут обызвествляться, давая корки, желваки и т.д. (10% современных форм). Красные водоросли, несомненно, одна из наиболее древних групп растений. Возможно, к ним следует относить некоторые докембрийские одноклеточные образования. С кембрия и поныне прослеживается несколько различных семейств, среди которых особенно известны литотамниевые водоросли. Последние встречаются в ископаемом состоянии начиная с мела, образуя литотамниевые известняки. Насчитывается свыше 600 родов и около 4000 видов. Иногда красные водоросли рассматривают в качестве возможных предков высших растений. Некоторые авторы обособляют этот отдел в самостоятельное третье подцарство, отделяя красные водоросли от остальных отделов водорослей.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ, ИЛИ БАЦИЛЛЯРИОФИТЫ. DIVISIO DIATOMEAE, ИЛИ BACILLARIOPHYTA

(греч. diatome — рассечение надвое; лат. bacillum — палочка; греч. phyton — растение)

Это преимущественно одиночные, реже колониальные микроскопические (0,75 мкм — 2 мм) организмы бурого цвета (пигмент — фукоксантин). Клетка защищена наружным кремневым двустворчатым панцирем, состоящим из двух пористых створок (рис. 29). Одна створка (эпитека) всегда крупнее другой (гипотеки) и несколько ее перекрывает. Различают основание створки — диск и боковые стороны — поясок.

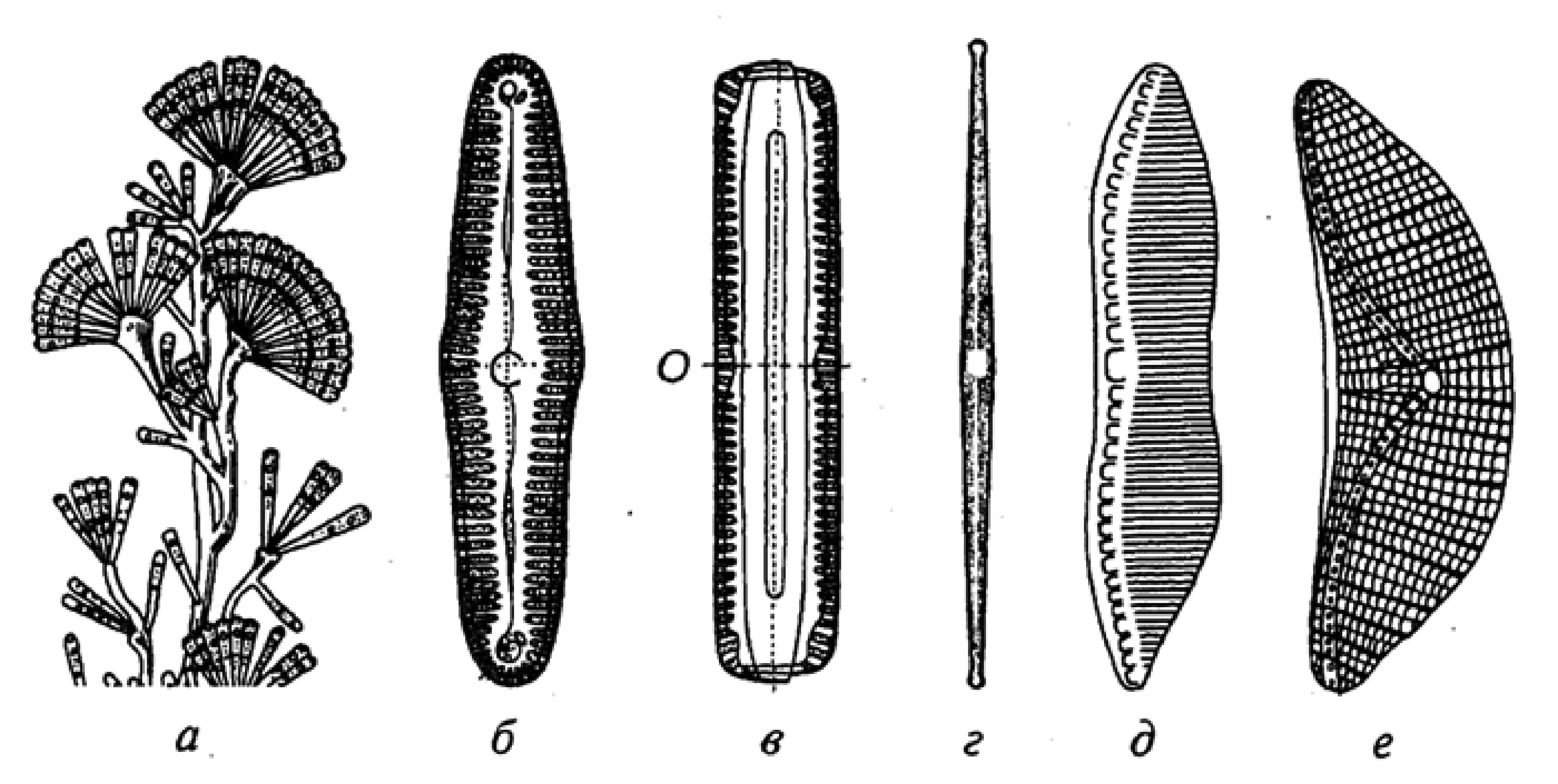


Рис. 29. Класс Пеннатные диатомеи (₽–Q)
а — Licmophora (N–Q), внешний вид современной колониальной формы; *б*, *в* — Pinnularia ($₽_3$–Q): *б* — вид со створки, *в* — вид с пояска; *г* — Synedra (N–Q); *д* — Hantzschia (N–Q); *е* — Epithemia (N–Q)

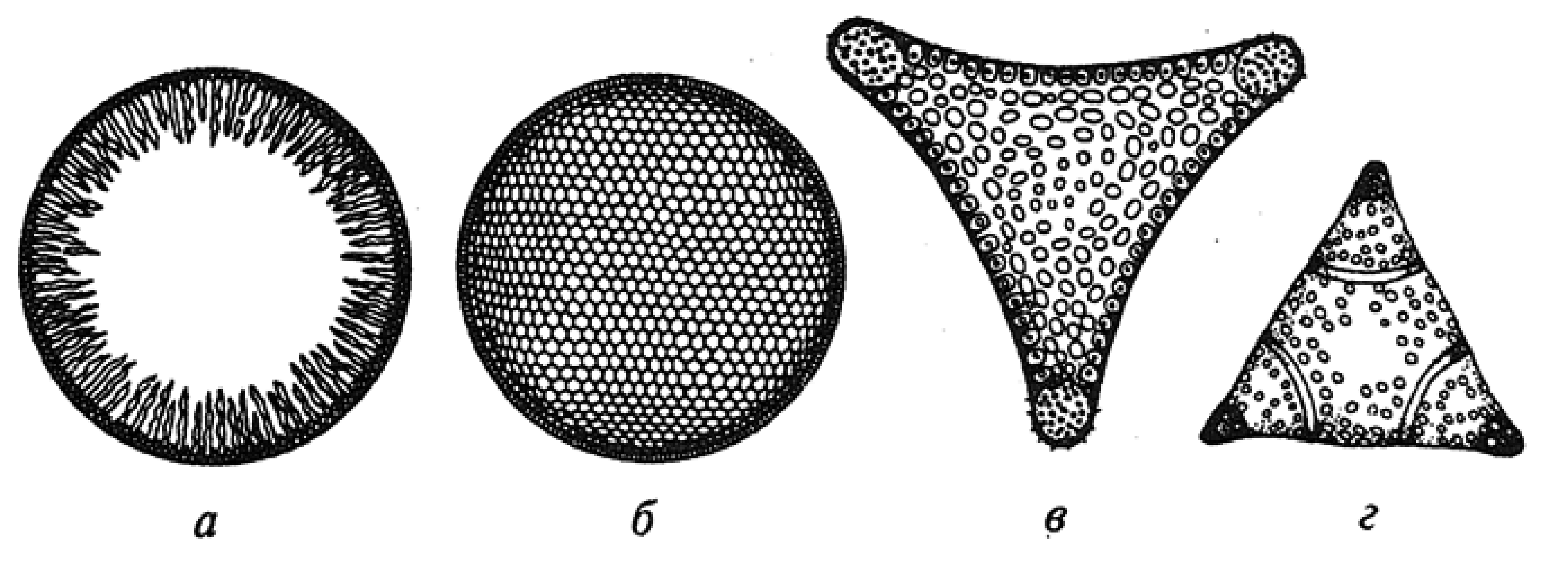


Рис. 30. Класс Центрические диатомеи (K–Q)
а — Melosira (K–Q); *б* — Coscinodiscus (K–Q); *в* — Trinacria (K–N); *г* — Triceratium (K–Q)

По типу симметрии выделяют два класса: пеннатные и центрические. Пеннатные диатомеи имеют удлиненно-овальную либо игловидную форму и обладают двусторонней симметрией; у них обычно присутствует срединное щелевидное отверстие (шов). Центрические диатомеи — округлой, треугольной или звездчатой формы с радиальной симметрией (рис. 30). Со стороны пояска все диатомовые имеют палочковидную форму, что определило название Bacillariophyta.

Створки пронизаны многочисленными крупными и мелкими порами с гладкими или скульптированными ободками. Форма створок, характер пор и детали скульптуры обусловили исключительное разнообразие диатомовых, среди которых насчитывается до 300 родов и свыше 12 тысяч современных и ископаемых видов.

Размножение диатомовых происходит половым и бесполым путем. При бесполом размножении створки с содержимым клетки разделяются и расходятся в стороны, далее достраивается меньшая створка–гипотека, при этом от поколения к поколению размеры уменьшаются. Первоначальные размеры восстанавливаются при половом размножении.

Диатомовые являются обитателями континентальных и морских водоемов, могут жить в увлажненной почве. Современные формы предпочитают приполярные и арктические бассейны; широко представлены в планктоне, реже ведут бентосный образ жизни.

Диатомовые являются породообразующими организмами; оседая после гибели растения на дно, их скелеты дают начало кремневым илам, из которых образуются диатомиты, трепела, опоки и т.д. Наряду с диатомовыми, но в подчиненном количестве в названных породах встречаются кремневые жгутиковые водоросли, радиолярии и спикулы кремневых губок.

Диатомовые центрические появились в мелу, в палеогене возникли пеннатные формы; проблематичные находки указываются из юры. Первоначально они существовали в морях, в среднем

палеогене освоили и пресноводные бассейны. Диатомовые важны для стратиграфического расчленения молодых отложений, начиная с неогена; они используются также в качестве показателей тепло- и холодноводных условий и характеристики озерных, речных и морских ассоциаций (диатомовый анализ).

ОТДЕЛ ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ. DIVISIO CHRYSOPHYTA

(греч. chryson — золото; phyton — растение)

Золотистые водоросли — одноклеточные, колониальные, редко многоклеточные организмы золотисто-желтой или бурой окраски (пигмент — фукоксантин). Формы пресноводные, реже морские, обычно планктонные (фитопланктон), иногда прикрепленные. Движение осуществляется с помощью одного–двух жгутиков и псевдоподий, подобно многим простейшим царства животных. В ископаемом состоянии сохраняются известковые кокколитофориды, кремневые жгутиковые, последние могут образовывать окремнелые цисты.

Кокколитофориды — микроскопические одноклеточные водоросли с двумя жгутиками, имеющие размеры порядка 30 мкм, живущие преимущественно в морских условиях (рис. 31). Они обитают в планктоне тепловодных, реже умеренных бассейнов на глубинах до 150 м, входя в состав нанопланктона (греч. nannos —

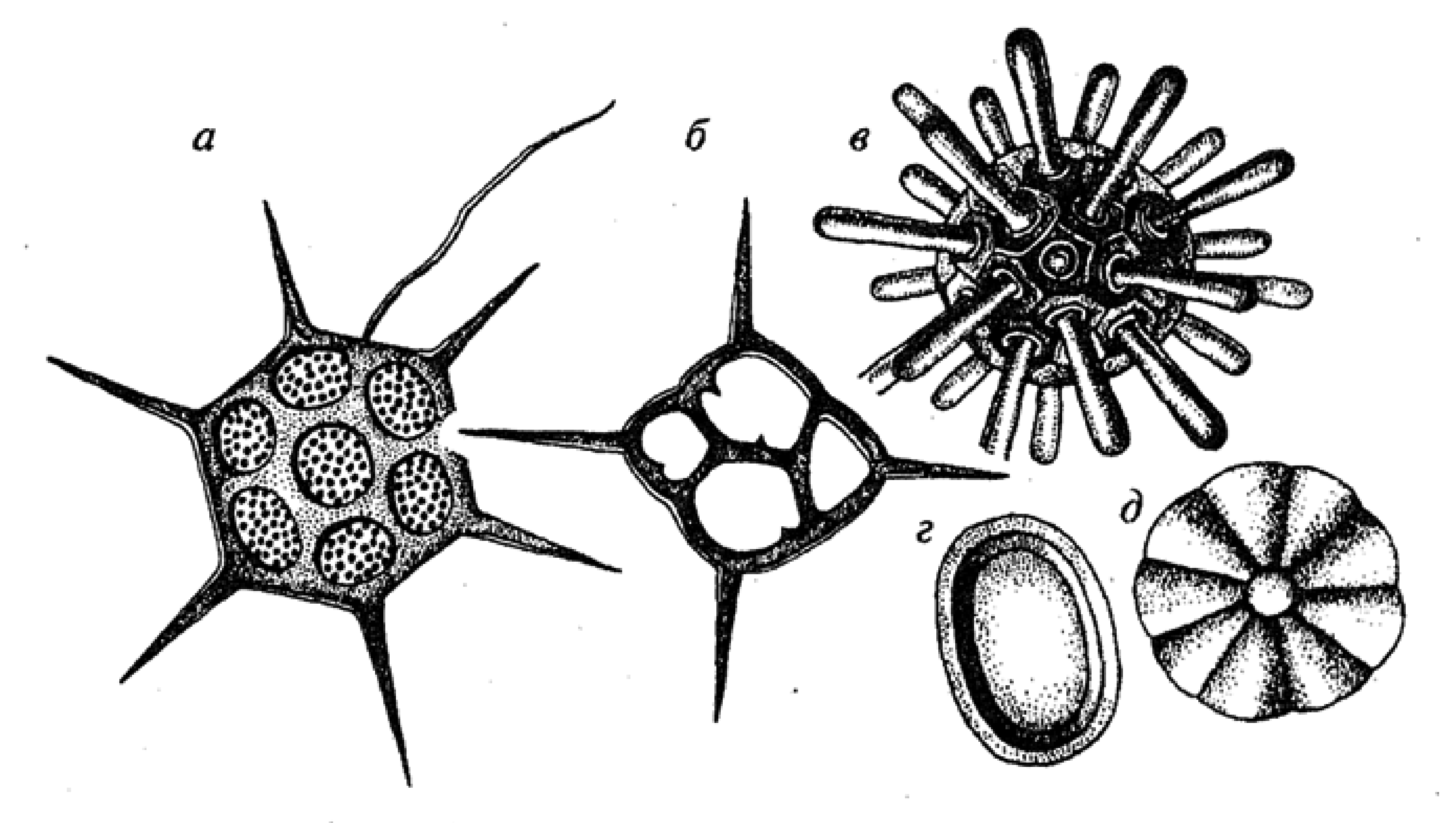


Рис. 31. Отдел Chrysophyta (T–Q)

а, б — кремневые жгутиковые: *а* — Distephanus (₽$_2$–Q), *б* — Dictyocha (K–Q); *в–д* — кокколитофориды: *в* — Rhabdosphaera, коккосфера (совр.), *г, д* — отдельные известковые кокколиты

карлик). Клетка окружена известковой сферой (коккосфера), состоящей из большого числа элементов — кокколитов (греч. kokkos — зерно). После гибели растения и оседания на дно коккосфера обычно распадается на отдельные элементы, которые слагают карбонатные илы; на глубинах свыше 4000 м происходит растворение карбонатов. Несмотря на то что кокколитофориды появились с триаса, они приобрели значение как породообразователи с мелового периода, слагая до 90% писчего мела. Имеются недостоверные указания на находки девонских и пермских кокколитофорид и совсем сомнительные сведения о кембрийских формах. Они используются для зонального расчленения юрских, меловых и более молодых отложений. Так как кокколитофориды — теплолюбивые организмы, то их количественное распределение по разрезу позволяет судить об интервалах потепления и похолодания.

Кремневые жгутиковые (или силикофлагелляты) — небольшая по объему группа золотистых водорослей с одним жгутиком и псевдоподиями. Это одноклеточные морские эвритермные планктонные формы. Скелет внутренний, его основу образует кремневый каркас, состоящий из базального кольца и перекладин (см. рис. 31). Кремневые жгутиковые существуют с мела по настоящее время, их максимальное разнообразие приурочено к миоцену.

ОТДЕЛ ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ. DIVISIO DINOPHYTA

(греч. deinos — страшный, странный; phyton — растение)

Динофитовые водоросли, или перидинеи, — одноклеточные, редко многоклеточные организмы бурой, желтоватой, красноватой или зеленоватой окраски. Наличие пигмента пирофилла обусловило и другое название этого отдела — «пирофитовые водоросли». Это и автотрофные и гетеротрофные организмы, последние занимают промежуточное положение между растениями и животными и нередко относятся к царству Protista.

Динофитовые водоросли имеют целлюлозный панцирь из двух–трех или множества покровных пластинок (рис. 32). На панцире, как правило, выделяются поперечная (горизонтальная) и продольная (вертикальная) борозды, в которых располагались жгутики; иногда борозды завиваются спирально. В неблагоприятных условиях формируются диноцисты, представляющие собой толстую органическую оболочку. Внутри заключено клеточное содержимое панциря, а собственно пластинки панциря при этом разрушаются.

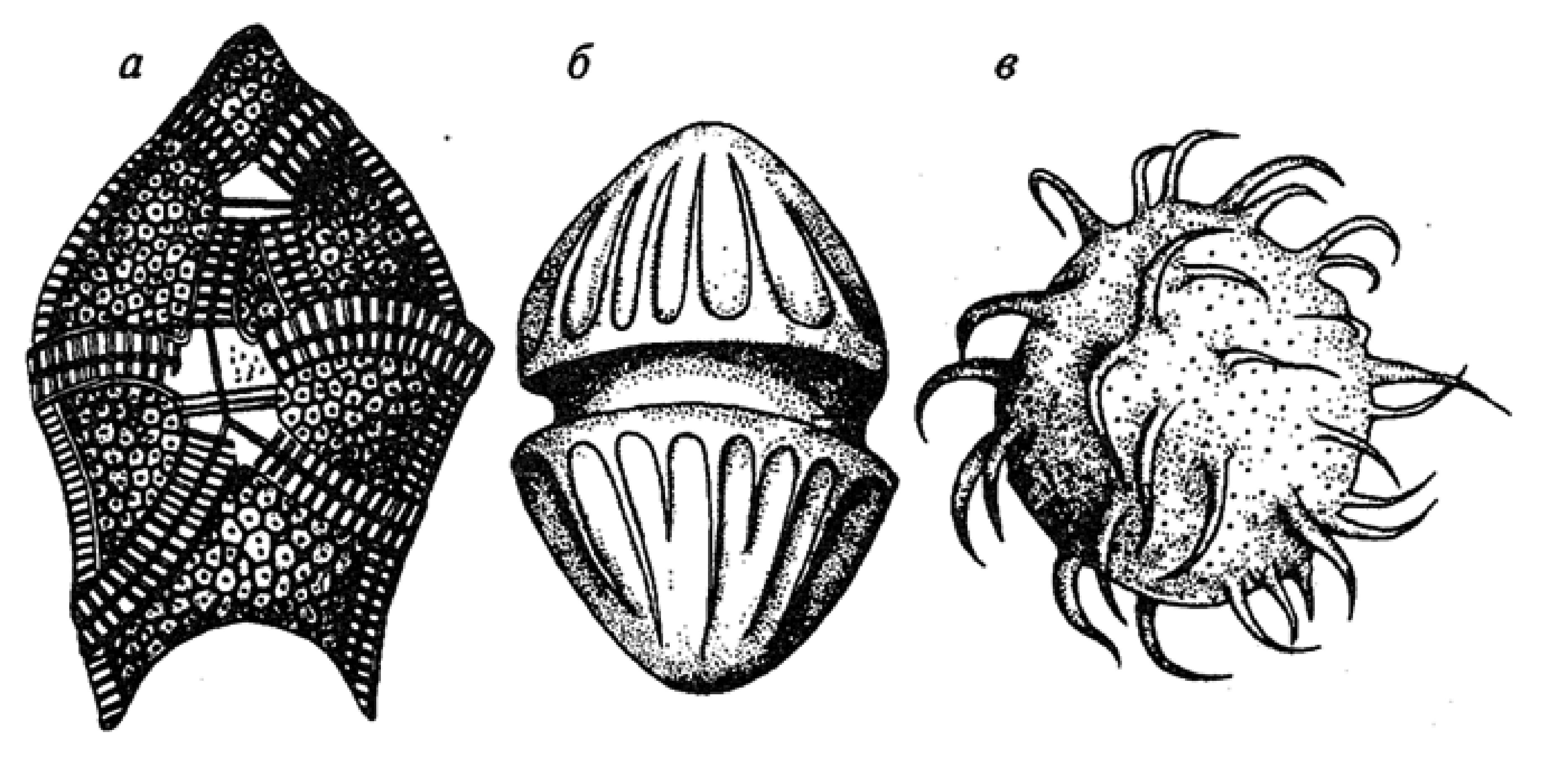


Рис. 32. Отдел Dinophyta (P–Q)
а — Peridinium (K_2); *б* — Gymnodinium (K); *в* — Histrichodinium (K_2)

Динофитовые водоросли обычно обитают в морях, значительно реже в пресных или солоноватых водах. Они ведут планктонный образ жизни: совершая с помощью одного жгутика поступательное, а с помощью второго — вращательное движение. Массовое скопление диноцист вызывает «цветение» воды.

Динофитовые водоросли часто образуют симбиоз с книдариями, способствуя интенсивному росту как современных, так, видимо, и ископаемых рифостроящих кораллов.

В ископаемом состоянии встречаются преимущественно диноцисты. Проблематичные остатки известны в силуре и раннем девоне, а с перми по настоящее время встречаются непрерывно; наиболее важны для стратификации мезокайнозоя, где по диноцистам разработаны зональные шкалы. Панцири динофитов встречаются реже, в ископаемом состоянии они известны начиная с перми.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ. DIVISIO PHAEOPHYTA

(греч. phaios, phaeos — темный; phyton — растение)

Бурые водоросли — многоклеточные сложно устроенные организмы с длинным слоевищем и, как правило, воздушными пузырями, поддерживающими растения в вертикальном положении (рис. 33). Пигмент желто-бурый — фукоксантин. Бурые водоросли обитают в морских, очень редко в пресных бассейнах. Наиболее крупные из них достигают в длину 40–60 м (морская капуста: Laminaria, Alaria и др.). Многие отрываются от дна и образуют огромные плавающие скопления (например, водоросль Sargassum, от которой происходит название «Саргассово море»).

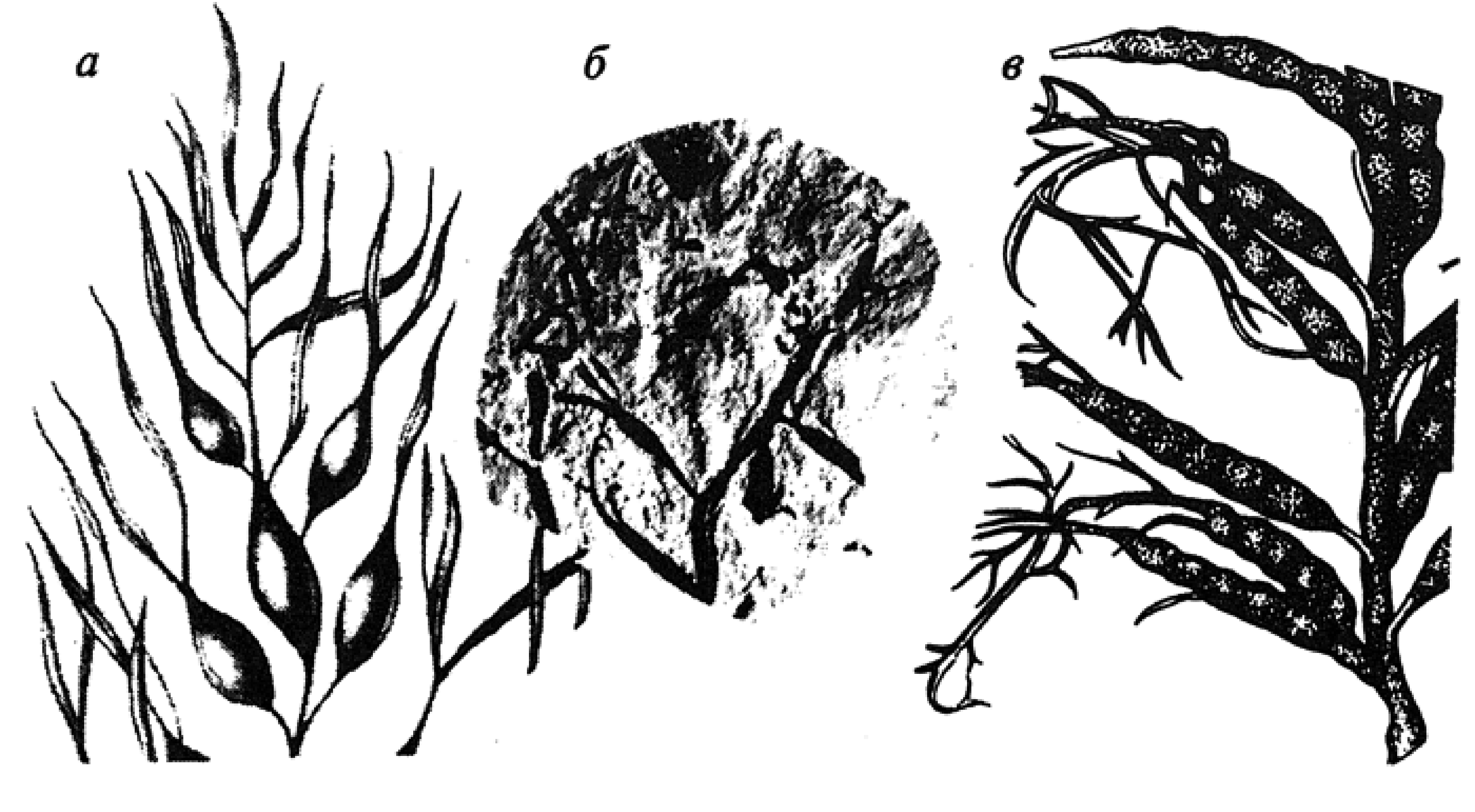


Рис. 33. Отдел Phaeophyta (₽–Q)
Cystoseira: *а* — совр.; *б* — Молдавия (N); *в* — Румыния (N_1)

Характерна специализация отдельных участков таллома (слоевища), внешне напоминающих «корни», «стебель» и т.д. Центральная часть слоевища сложена клетками, приспособленными для выполнения проводящих функций, наподобие проводящих тканей высших растений. Половое и бесполое поколения ритмично сменяют друг друга, что также характерно для высших растений. Бурые водоросли нередко рассматривали в качестве предков высших растений. Следует помнить, что высшие растения появились в позднем силуре, а отпечатки и реже, слоевища бурых водорослей достоверно известны начиная с палеогена.

Недавно появились высказывания о проблематичных находках бурых водорослей в среднем протерозое на уровне 1,1–1,4 млрд лет (Grey, Williams, 1990). Указания на находки из верхов докембрия (например, Vendotaenida) в большинстве случаев не достоверны и чаще всего представляют собой следы ползания червей или других донных животных.

Некоторые проблематичные, преимущественно силурийско-девонские формы, так называемые нематофиты, сближаются как с бурыми, так и с красными водорослями. От них сохраняются кожистые фитолеймы (род Nematophyton и др.) и части цилиндрических слоевищ — «стволов» (род Prototaxites), диаметр которых мог достигать 1 м. Эти растения были достаточно крупными, у них имелись элементы проводящей системы, сохранились тонкие двойные окаймленные поры, подобные таковым у голосеменных. Не исключено, что нематофиты могли существовать на суше, хотя они не принадлежат высшим растениям.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ. DIVISIO CHLOROPHYTA

(греч. chloros — зеленый; phyton — растение)

Зеленые водоросли — одноклеточные и многоклеточные организмы, имеющие простое или разветвленное, обычно многослойное слоевище. Правильное чередование полового и бесполого поколений, строение слоевища и набор пигментов (хлорофилл, каротин, ксантофилл и др.) свидетельствует о том, что, видимо, именно зеленые водоросли дали начало высшим растениям.

Современные зеленые водоросли обитают в пресных, реже морских водоемах; некоторые приспособились к жизни в почвах или на стволах деревьев; симбионты многих животных; массовый расцвет приводит к «цветению» воды. Размеры изменяются от 1–2 мкм до 0,5–1 м в длину. Это процветающая группа водорослей, насчитывающая 400 родов и около 15 000 видов.

Своеобразен порядок мутовчатых сифоней, состоящих из многоядерного неклеточного слоевища и многочисленных мутовчато расположенных простых или разделенных ветвей. Высота слоевища 0,5 м. И центральная ось, и боковые ветви обызвествляются в различные по форме известковые чехлы с многочисленными отверстиями (рис. 34). Мутовчатые сифонеи известны с кембрия по настоящее время; особенно высокое разнообразие установлено в триасовых отложениях Альп; в этот период они были рифостроителями. Современные формы растут на глубинах до 50–60 м, предпочитая теплые водоемы.

Скопления водорослей ордовикского рода Gloeocapsomorpha дали начало горючим сланцам Эстонии — кукерситам. Систематическое положение названного рода спорно, некоторые относят его к цианобионтам. Зеленые водоросли, несомненно, существовали с кембрия, указания на более ранние находки в значительной

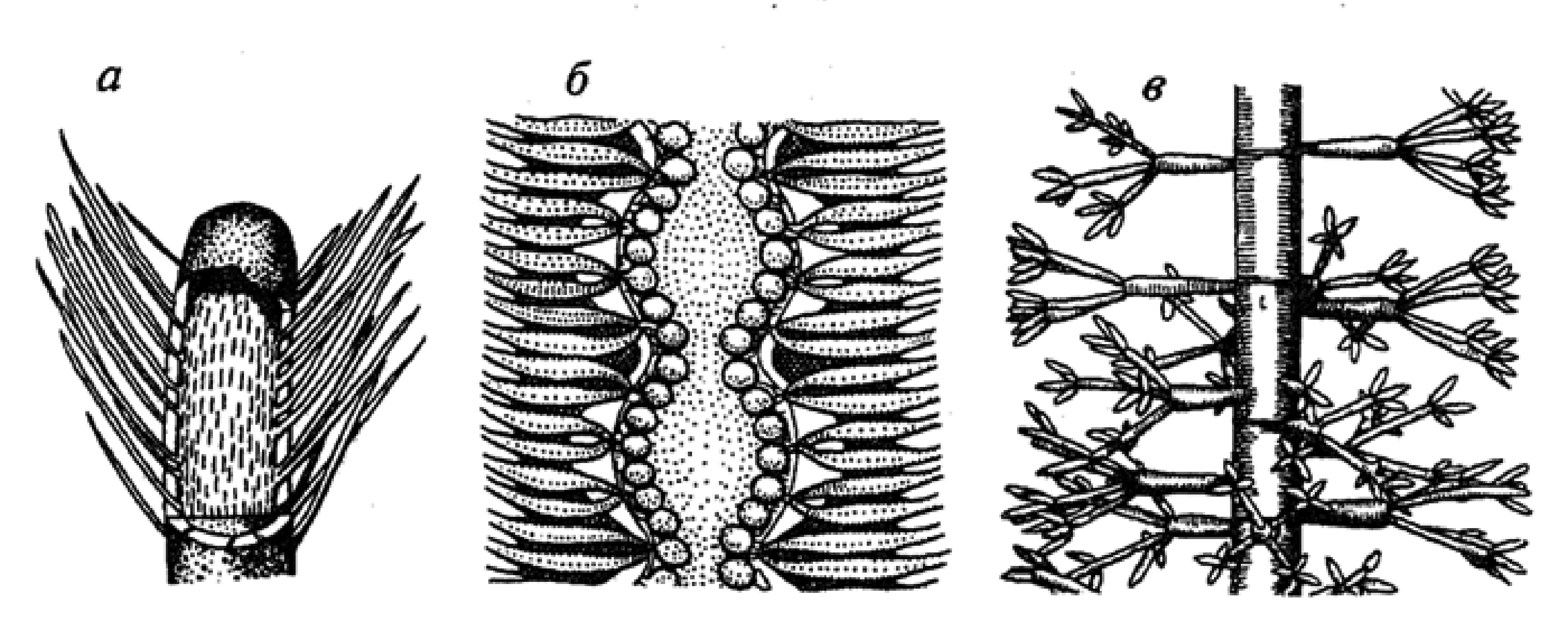


Рис. 34. Отдел Chlorophyta (Є–Q)

а–в — реконструкции: *а* — Jacutiella (Є_2), *б* — Diplopora (T_2), *в* — Primocorallina (O)

мере условны, как, например, отнесение к этому отделу докембрийских шарообразных Eosphaera, чаще причисляемых к прокариотам (см. рис. 26).

ОТДЕЛ ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ. DIVISIO CHAROPHYTA

(греч. chara — дикая капуста, полевой тмин; phyton — растение)

Харовые водоросли — многоклеточные организмы, близкие к зеленым водорослям, с которыми их иногда объединяют. Прямостоящие слоевища харовых имеют признаки сходства с высшими растениями. Так, членистые слоевища, мутовчатые ответвления («листья») напоминают собой хвощи (рис. 35). Размножение вегетативное или половое. Харовые живут в пресных водоемах либо опресненных лагунах, нередко образуя обширные заросли. Известно 6 родов и около 300 видов. Размеры от 20–30 см до 1–2 м.

Харовые появились в позднем силуре и существуют поныне. В ископаемом состоянии нередко сохраняются вместилища яйцеклеток — оогонии. Массовые скопления обызвествленных оогоний создают породы, называемые «харовый туф», или «хароцит».

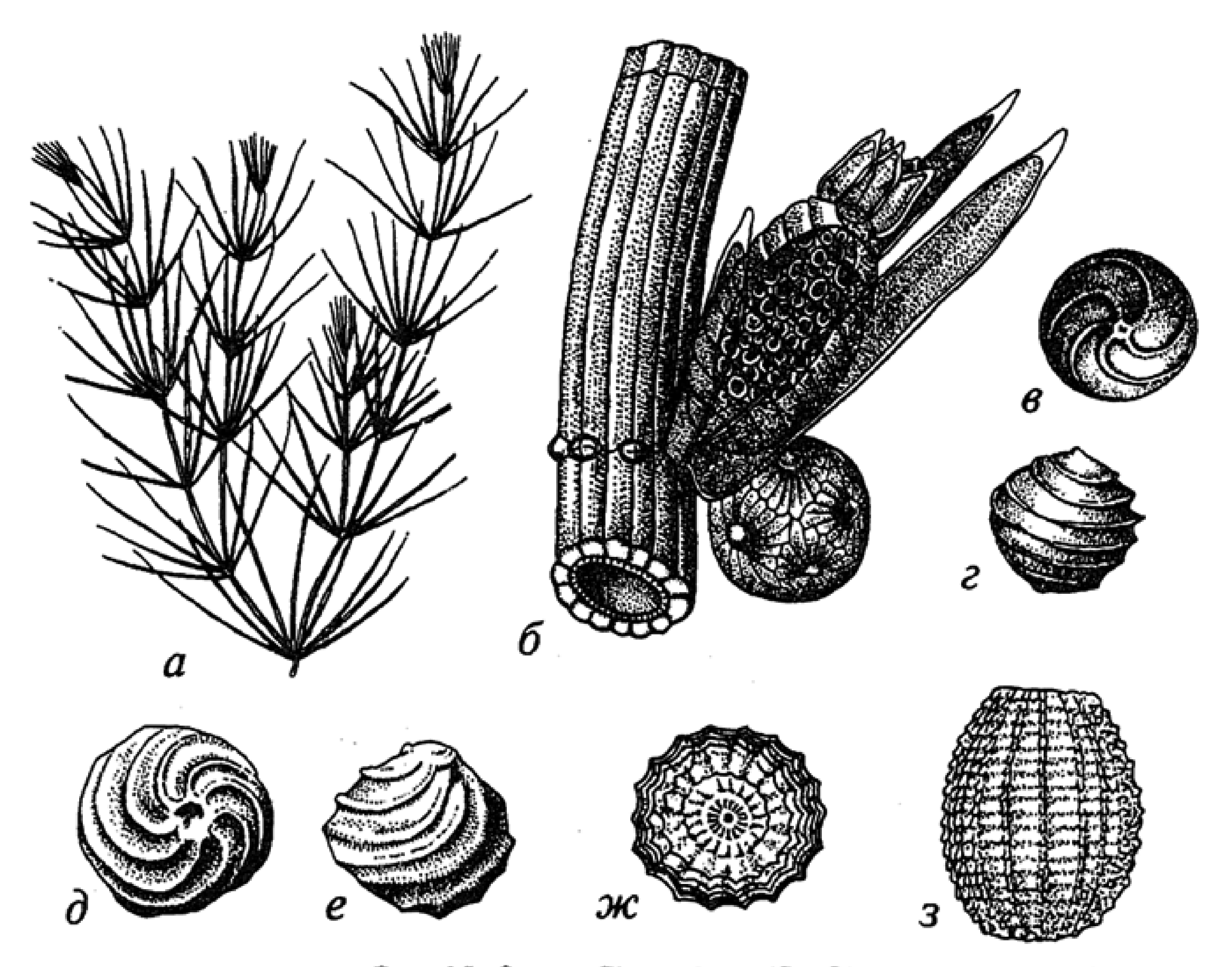


Рис. 35. Отдел Charophyta (S_2–Q)

а–г — Chara (₽$_2$–Q): *а* — слоевище, *б* — часть слоевища, вверху оогоний и внизу антеридий, *в*, *г* — оогонии; *д*, *е* — Trochiliscus (D), оогонии; *ж*, *з* — Sycidium, оогонии (D_2–C_1)

ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ. SUBREGNUM TELOMOPHYTA

(греч. telos — конец)

Подцарство высших растений отличается от подцарства низших растений следующими особенностями: 1. Тело расчленено на корень, стебель, листья и органы размножения. 2. Специализация клеток приводит к образованию различных специфических тканей, осуществляющих проводящую, защитную, механическую и другие функции. 3. Среда обитания наземная, хотя имеются некоторые вторично-водные формы. 4. Закономерное чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений. При этом в жизненном цикле всех высших растений (кроме мохообразных) резко преобладает длительность существования спорофита над гаметофитом, особенно у древесных форм. Основным звеном в эволюции высших растений явились преобразование и усложнение органов размножения с сокращением и последующей редукцией гаметофита как самостоятельного растения.

Выход растений на сушу и освоение наземной среды сопровождался усложнением общего плана строения и совершенствованием проводящей системы. Наиболее примитивные высшие растения имели стебель и просто устроенные органы размножения, на следующем этапе развития появились листья и корни.

Строение и функции основных частей растения в общем плане достаточно известны. Стебель — осевая часть растения — выполняет две основные функции: опорную и проводящую, а также несет побеги, листья, органы размножения. С помощью листьев происходят фотосинтез, газообмен и испарение воды. Корень является подземной частью растения, закрепляет его на субстрате, снабжает водой и минеральными солями.

Ткани растений можно подразделить на 5 различных типов: покровные, механические, проводящие, основные и образовательные; последний тип иногда рассматривается как разновидность основной ткани. Первые три типа тканей четко обособлены, а четвертый тип — основная ткань — заполняет все оставшееся пространство между ними.

Покровная ткань (эпидермис, эпидерма, кожица) защищает растение от механических повреждений, а также от излишнего испарения и перегревания. Клетки эпидермиса снаружи обволакивает слой воскоподобного вещества — кутина, а образуемая им пленка называется *кутикулой*. Газообмен и испарение влаги осуществляются через устьица — отверстия в эпидермисе, которые с двух сторон ограничены двумя клетками дуговидной формы (см. рис. 62).

Механические ткани состоят из вытянутых, нередко волокнистых клеток, которые обеспечивают сопротивление механическим воздействиям (например, изгибание ствола дерева) и способствуют прочности растения в целом. Механические ткани растений используются для изготовления хлопчатобумажных нитей и тканей, веревок и канатов.

Проводящие ткани обеспечивают встречную транспортировку снизу вверх от корней к листьям и сверху вниз от листьев к корням. Группировка клеток, выполняющая функцию перемещения вверх воды с минеральными солями, получила название *ксилема* (греч. xilon — древесина, срубленное дерево). Она сложена удлиненными клетками — трахеидами — со скошенными концами. Длина трахеид колеблется от 1 до 5 мм. Трахеиды имеют разнообразную скульптуру: кольчатую, спиральную, лестничную, сетчатую. Скульптура возникает за счет чередования утолщенных и неутолщенных участков стенки трахеид. Лишь неутолщенные участки стенки могут пропускать воду.

У цветковых растений трахеиды заменяются сосудами, возникшими в результате срастания нескольких клеток и исчезновения перегородок между ними. Сосуды в десятки и сотни раз длиннее трахеид. Трахеиды и сосуды теряют цитоплазму и поэтому утрачивают способность к делению.

Движение органических продуктов фотосинтеза от листьев к корням осуществляется у высших растений с помощью удлиненных ситовидных трубок со скошенными концами. Ситовидные трубки образуют *флоэму.*

Проводящие ткани (ксилема и флоэма) соседствуют друг с другом или на границе между ними располагается камбий. В сочетании с механической тканью они формируют проводящие пучки, которые по аналогии с животными можно рассматривать как «артерии и вены» растений, соединяющие все органы живого организма. Проводящие пучки осевой части стебля и корня, ограниченные первичной корой (эпидерма), образуют стелу (греч. stele — столб).

Различные комбинации расположения ксилемы и флоэмы в проводящих пучках позволяют выделить несколько различных типов стел (рис. 36).

У древних высших растений в осевой части стебля находится цилиндр ксилемы, ее окружает кольцо флоэмы, при этом образуется единый центральный проводящий пучок — *протостела* (греч. protos — первый). Протостелический тип стелы характерен для ринофитов, некоторых папоротников и для корней всех высших растений.

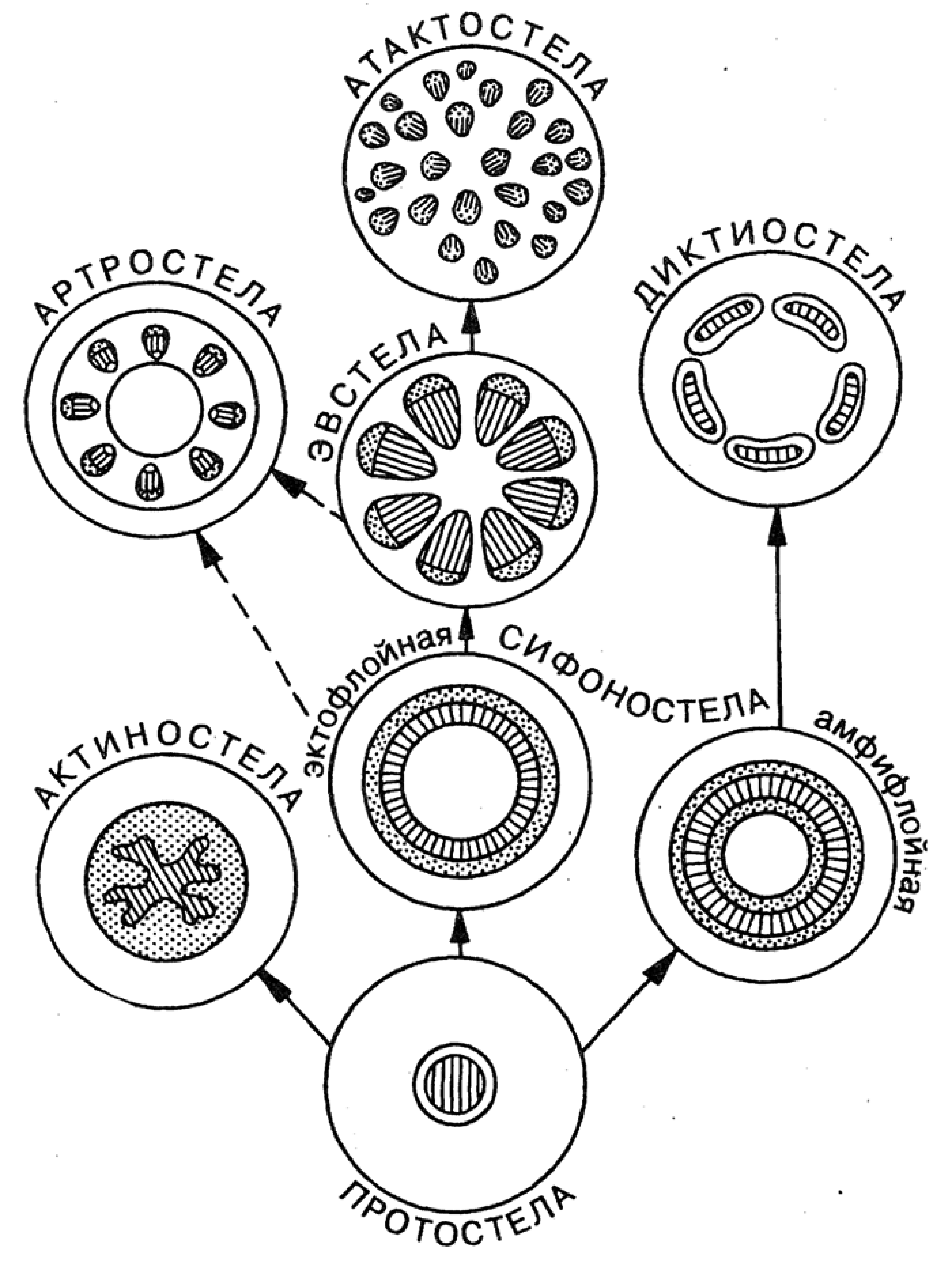


Рис. 36. Основные типы стел высших растений (Тахтаджян, 1954)

От протостелы возникли другие типы стел и в первую очередь *актиностела* и *сифоностела* (эктофлойная и амфифлойная). Актиностела (греч. aktis, aktinos — луч + стела) представляет собой разновидность протостелы, характеризующуюся звездчатой формой в поперечном сечении. Такой тип стелы известен у некоторых плауновидных.

Оба типа сифоностелы в отличие от протостелы имеют в осевой части стебля сердцевину, заполненную основной тканью с рыхлым расположением клеток. Основная ткань сердцевины из-за рыхлой структуры может подвергаться быстрому разрушению, и иногда центральная часть стебля становится полой (например, некоторые злаки). *Эктофлойная сифоностела* (греч. ektos — вне, снаружи + флоэма) имеет в центре сердцевину, окруженную кольцом ксилемы, за которым следует кольцо флоэмы. Флоэма по отношению к ксилеме располагается снаружи. *Амфифлойная сифоностела* (греч. amphi — двойной с обеих сторон) характеризуется тем, что кольцо ксилемы окружено двумя кольцами флоэмы: наружным и внутренним. Так устроена стела лепидодендроновых и некоторых папоротников.

Распадение сифоностелы как единого осевого цилиндра привело к образованию еще нескольких типов стел. Основные из них: диктиостела, эвстела, артростела, атактостела. При распадении амфифлойной сифоностелы на отдельные пучки (меристелы) формируется *диктиостела*, причем флоэма в меристелах образует замкнутое кольцо вокруг ксилемы. В результате формируется закрытый проводящий пучок, лишенный возможности роста в толщину. Диктиостела встречается преимущественно у папоротников.

Аналогичный процесс распадения эктофлойной сифоностелы на отдельные пучки, разделенные радиальными лучами основной ткани, привел к возникновению *эвстелы* (греч. eu — хорошо, настоящий + стела). Однако в отличие от диктиостелы проводящие пучки эвстелы являются открытыми, между ксилемой и флоэмой имеется камбий, и поэтому возможен вторичный рост в толщину. Эвстела встречается у некоторых папоротниковидных, у большинства голосеменных и у двудольных покрытосеменных.

От эктофлойной сифоностелы, а возможно, от эвстелы возникла характерная для хвощей *артростела* (греч. arthron — сустав + стела), представляющая собой изолированные проводящие пучки. Вокруг пучков артростелы располагается внутренняя кора.

Последний тип стелы — *атактостела* (греч. ataktos — беспорядочный + стела) отличается от эвстелы и артростелы рассеянным расположением изолированных проводящих пучков закрытого типа. Атактостела характерна для однодольных покрытосеменных растений. Так как многие однодольные имеют полую сердцевину, то у них проводящие пучки располагаются только по периферии.

Основная ткань заполняет пространство между названными видами тканей. Она состоит из клеток, имеющих по всем направлениям равные размеры и способных изменять свои функции. Главное свойство основной ткани — способность синтезировать и запасать органические вещества.

Образовательная ткань — *меристема* (греч. meristos — делимый) состоит из клеток, способных делиться и давать другие типы тканей. Увеличение стебля в высоту и удлинение корня происходят за счет верхушечных конусов нарастания (верхушечные меристемы). Это первичный рост. Утолщение стебля и «вторичный» рост являются функцией камбия. Последний представляет собой один ряд клеток образовательной ткани (цилиндрическая меристема), который располагается в проводящем пучке на границе ксилемы и флоэмы.

Для высших растений характерны листья (рис. 37). В широком понимании *листьями* называют плоские боковые выросты, идущие от побега. Они имеют различное происхождение и анатомическое строение. Выделяют три группы листьев: филлоидные (греч. phyllon — лист, пластинка), настоящие и филлидные. У риниофитов шиповидные выросты эпидермиса стебля не имеют внутри проводящих пучков; их называют эмергенцами (лат. emergens — выбивающийся). Листовидные выросты мхов назвали филлидными листьями, или филлидами. У настоящих листьев проводящие

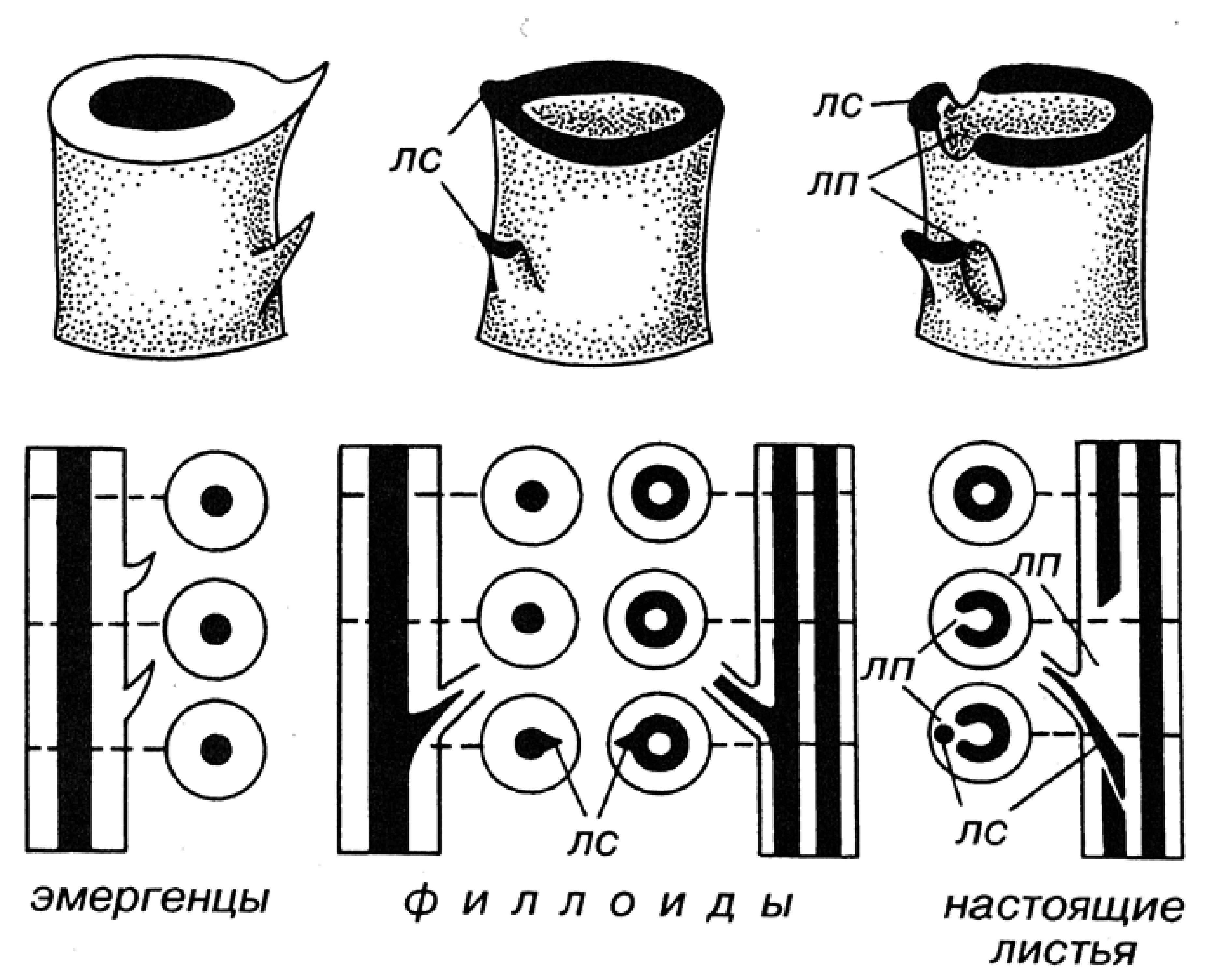


Рис. 37. Схема строения листьев и листоподобных образований
Верхний ряд — объемные реконструкции, нижний ряд — продольные и поперечные сечения. лп — листовой прорыв, лс — листовой след, проводящая система зачернена

пучки отходят от осей стелы, прорывая ее в виде щелевидно-оконтуренного пространства (листовой прорыв), и проходят в лист, оставляя листовой след. Филлоидные листья, или филлоиды, являются выростами только поверхностных тканей. В такие листья заходит проводящий пучок, имеется листовой след, но отсутствует листовой прорыв.

Филлоиды характерны для плауновидных, а настоящие листья — для хвощевидных, папоротниковидных, голосеменных и покрытосеменных, возможно, и для некоторых плауновидных.

Как уже говорилось, особенностью высших растений является закономерное чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений при явном преобладании одного из них. Гаметофит обладает одинарным (гаплоидным), а спорофит — двойным (диплоидным) набором хромосом.

Рассмотрим жизненный цикл папоротника (рис. 38). Хорошо знакомое растение представляет собой бесполое поколение — спорофит. На нижней стороне крупных листьев папоротника нередко можно наблюдать группы спорангиев (органы бесполого размножения), в которых в результате редукционного деления созревают споры с гаплоидным набором хромосом. Спорангии иногда группируются в сорусы или срастаются вместе, давая синангии. Спорангии могут быть защищены особым образованием — индузием.

Споры в большинстве случаев покрыты плотной защитной оболочкой, которая нередко несет разнообразную скульптуру. Форма спор различна, их размеры изменяются от 3–5 до 25–50 мкм. Споры высших растений в отличие от таковых низших не имеют

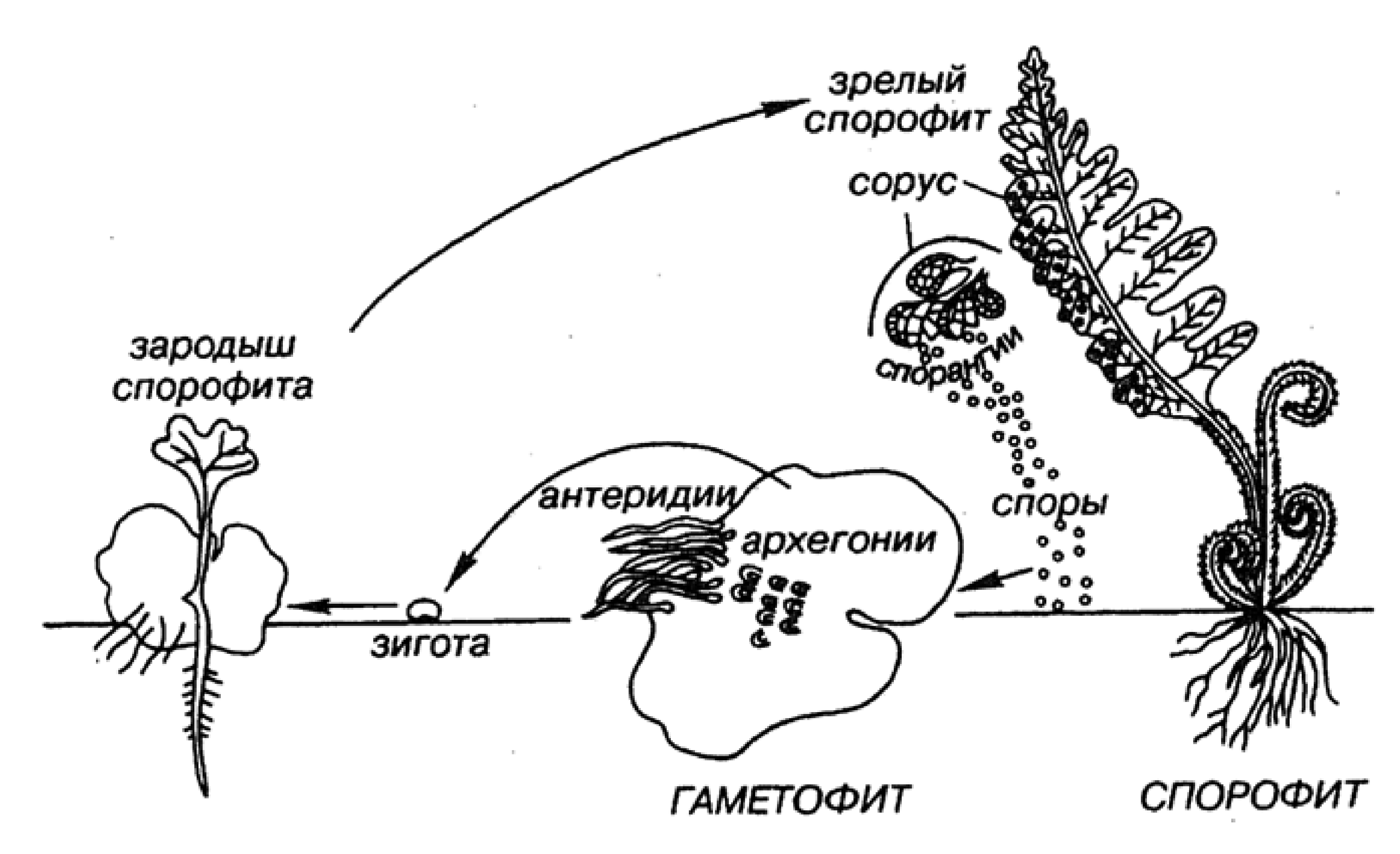


Рис. 38. Чередование поколений у современного папоротника

жгутиков; при созревании, прежде чем попасть в почву, они могут быть перенесены ветром или водой иногда на значительные расстояния. Высшие растения могут продуцировать однотипные споры (равноспоровые) или разнотипные (разноспоровые: микро- и мегаспоры).

Каждая спора представляет собой специализированную клетку, участвующую в процессе полового размножения. Гаплоидные споры дают начало новому — половому — поколению (гаметофиту), производящему половые продукты. Гаметофит обычного папоротника представляет собой маленькую пластинку сердцевидной формы (заросток) размером от долей миллиметра до 3 см. На нижней стороне заростка формируются археогонии — женские половые органы, в которых развиваются яйцеклетки, и антеридии — мужские половые органы, в которых созревают сперматозоиды. Этот заросток является обоеполым, но у других растений встречаются и разнополые заростки. Оплодотворенная яйцеклетка преобразуется в диплоидную зиготу (греч. zygote — соединенная в пару), давая начало будущему диплоидному спорофиту. При этом происходило усложнение процесса полового размножения. Микроспоры постепенно преобразовались в пыльцу, а мегаспорангии с мегаспорами — в семязачатки (= семяпочки). После оплодотворения семяпочки пыльцой возникает семя.

В соответствии со способом размножения подцарство высших растений разделено на два надотдела: Sporophyta (споровые) и Spermatophyta (семенные).

НАДОТДЕЛ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ. SUPERDIVISIO SPOROPHYTA

(греч. spora — сеяние, посев, семя)

Споровые растения характеризуются следующими признаками: 1. Размножение осуществляется с помощью спор. 2. Гаметофит свободноживущий. 3. Ксилема состоит из трахеид — удлиненных клеток с толстой оболочкой, несущей разнообразную скульптуру и поры. 4. Эволюция споровых связана с выходом растений на сушу и формированием ствола, листьев и корня.

К споровым растениям относится пять отделов: моховидные, риниофиты, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные. У моховидных спорофит не существует как самостоятельное растение, у всех остальных спорофит самостоятельный и преобладает над гаметофитом. Достоверные споровые растения появились в середине силура, они существуют поныне, но в современной флоре резко уступают в численности и разнообразии семенным растениям.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ. DIVISIO BRYOPHYTA

(греч. bryon — мох; phyton — растение)

Моховидные, или мхи, являются специфическими растениями, сочетающими признаки как низших, так и высших растений. Преимущественно наземные, многолетние формы небольшой высоты — от 1 мм до 8–12 см, редко 60 см. Мхи, сходные с низшими растениями, представлены слоевищами с неразветвленными одноклеточными ризоидами. Мхи, сходные с высшими растениями, имеют облиственный стебель и разветвленные многоклеточные ризоиды. Ризоиды представляют собой тонкие корнеподобные образования, которые выполняют функцию поглощения воды из субстрата и закрепления на нем.

Слоевища представлены пластинами, лентами или розетками. Листья листостебельных мхов имеют разнообразное анатомическое строение и расположение, но все они сидячие (рис. 39). Листья развиты только у гаметофитов мхов. В отличие от листьев спорофитов высших растений они имеют иное анатомическое строение, и поэтому их принято называть филлидами, или листовидными лопастями. Для мхов характерно примитивное строение проводящей системы, сходное с таковым у низших растений, без трахеид и сосудов.

Слоевищные и облиственные стебли с ризоидами являются основной жизненной формой мхов, относящейся к половому

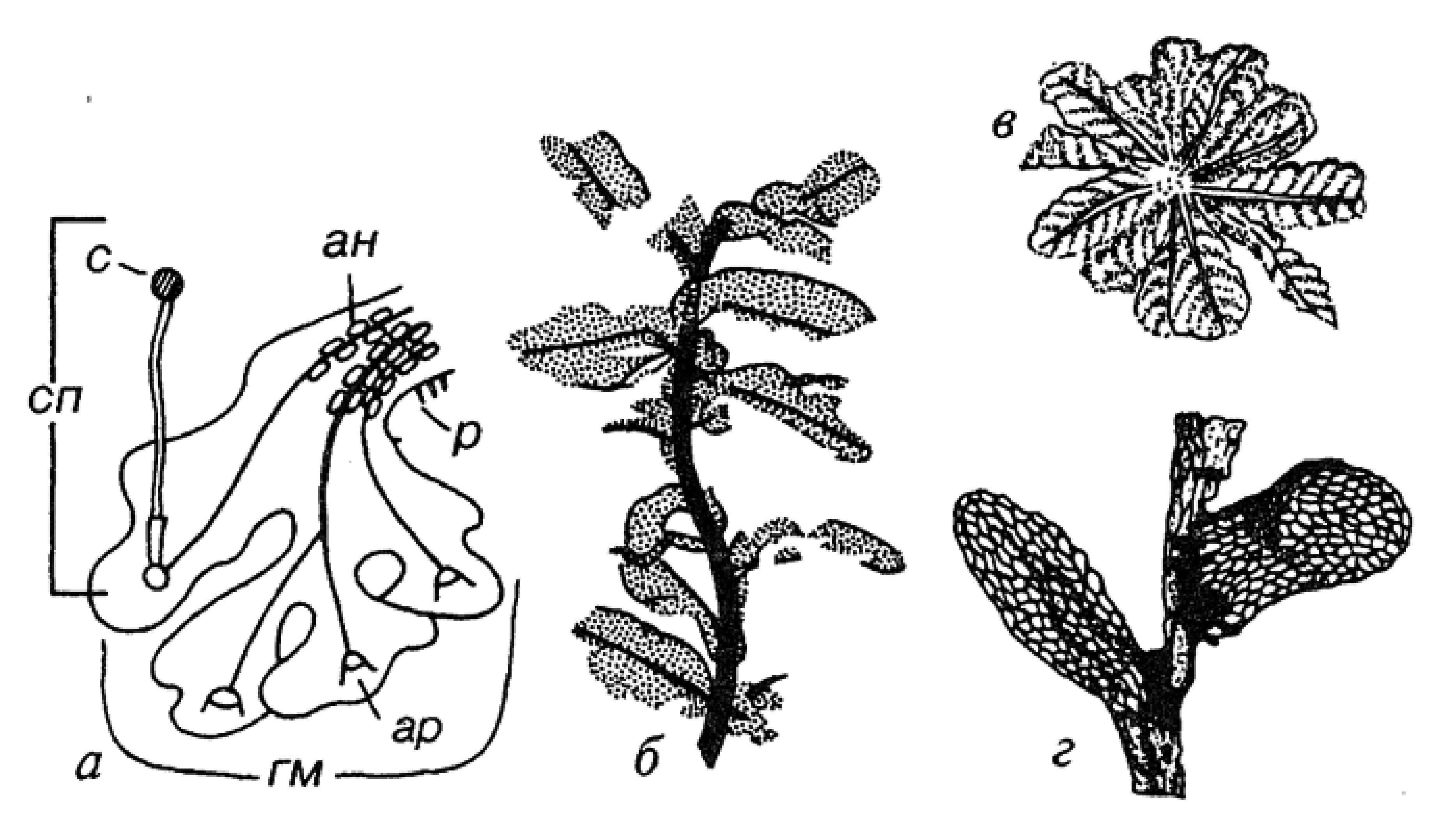


Рис. 39. Отдел Bryophyta (D–Q)

а — схема строения слоевищного мха; *б–г* — ископаемые листостебельные мхи европейской части России: *б* — Protosphagnum (P), *в* — Vorcutannularia (P), *г* — Cheirorhiza (J_3), клеточное строение (*б–г* — Мейен, 1987). ан — антеридий, ар — архегоний, гм — гаметофит, р — ризоиды, с — коробочка-спорогон, сп — спорофит

поколению — гаметофиту. Гаметофит продуцирует архегонии с яйцеклетками и антеридии со сперматозоидами. Сперматозоиды подвижные с двумя жгутиками. После оплодотворения яйцеклетки возникает зигота. Зиготы не покидают гаметофит, а образуют на нем спорофиты в виде тонкого «стебелечка–ножки», оканчивающейся коробочкой (спорогон). Форма коробочек разнообразная — от щетинковидной до округлой и эллиптической. В коробочках находятся споры и специфические удлиненные клетки со спиральными утолщениями (элатеры), встречающиеся только у мхов. Споры мхов разнообразны по строению, величине (6–200 мкм) и скульптуре. После попадания спор на субстрат из них возникает «росток» с многочисленными почками. Из почек произрастают новые гаметофиты. У некоторых современных форм спорофиты не обнаружены.

Мхи — одна из самых специфических групп современной флоры. Целесообразно, по-видимому, выделять моховидных в более высокую категорию, чем отдел, так как они развиваются независимо от низших и высших растений, но имеют с ними ряд общих черт. Некоторые данные указывают на то, что мхи уже были широко распространены в протерозое и раннем палеозое. Возможно, именно они были первыми наземными растениями влагоемких пространств. Мхи скорее всего произошли от зеленых водорослей. Распространена и другая точка зрения, что мхи являются потомками риниофитов или имеют с ними общего предка.

Впервые ископаемые мхи из третичных отложений Франции описал А. Броньяр (1828). Разнообразные мхи позже были обнаружены в янтаре палеогена Прибалтики, а затем и в различных породах палеозоя. Наиболее древние достоверные слоевищные мхи известны из девона, листостебельные — из карбона; безусловно достоверные остатки листостебельных мхов широко распространены в перми Ангариды. В настоящее время мхи, особенно листостебельные (сфагнум и др.), образуют огромные, почти сплошные, покровы на болотах. Они являются основными растениями, создающими торфяные залежи. Протерозой — ранний палеозой?, девон — современность.

ОТДЕЛ РИНИОФИТЫ. DIVISIO RHYNIOPHYTA

(Rhynia — от местности Райни вблизи Абердина, Шотландия; греч. phyton — растение)

Риниофиты, или риниевые, — первые наиболее примитивные высшие наземные растения травянистого облика высотой 20–70 см, редко до 3 м (рис. 40, 41). Стебель, обычно называемый осью или побегом, разнообразно ветвился, преимущественно дихотомически. Для стебля риниевых характерна протостела, где флоэма кольцом

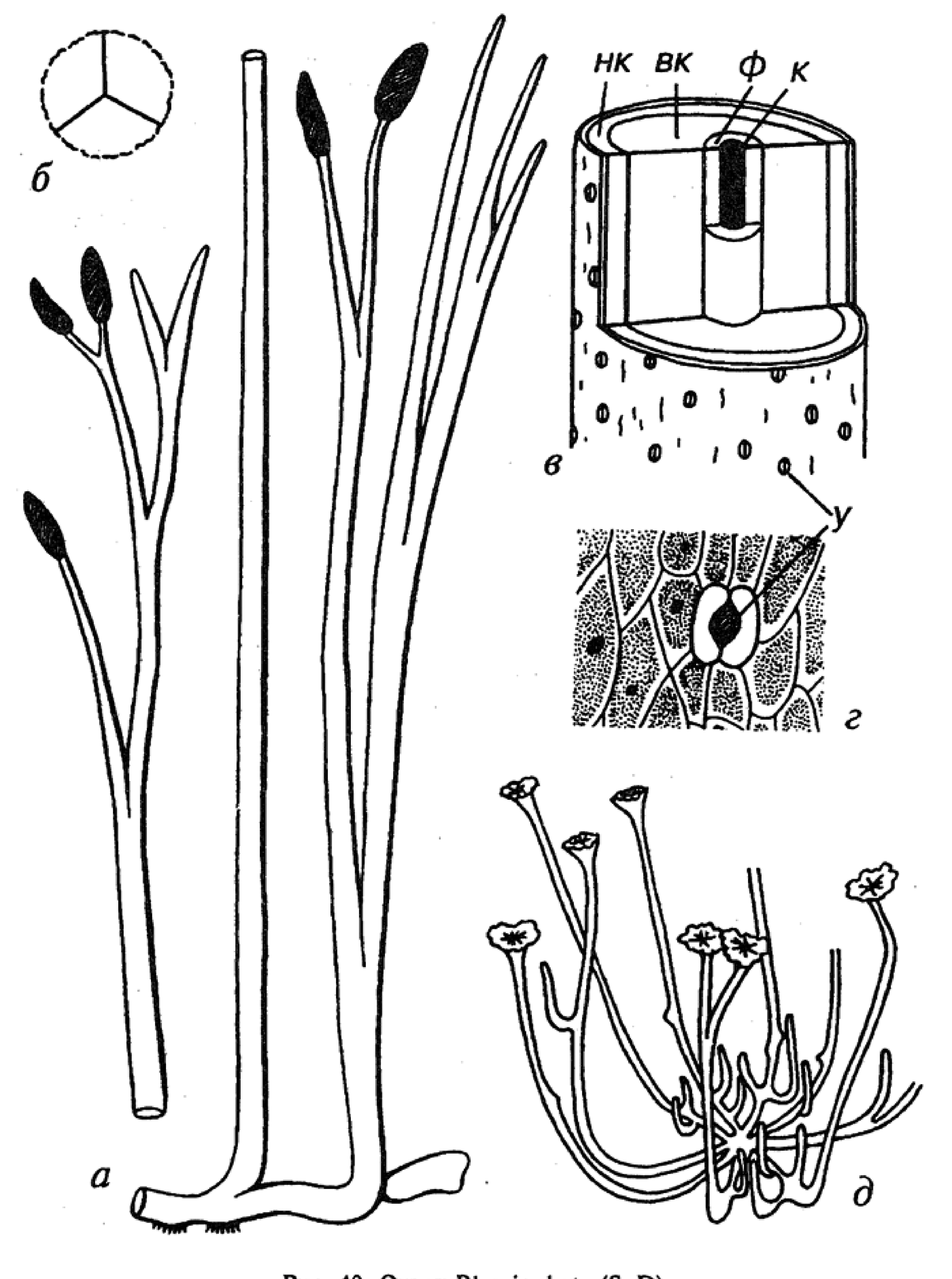


Рис. 40. Отдел Rhyniophyta (S–D)

а, *б* — Rhynia (D_1): *а* — внешний вид спорофита, *б* — спора; *в* — схема строения стебля, ксилема зачернена; *г* — внешняя поверхность стебля; *д* — Sciadophyton (D_1), реконструкция внешнего вида гаметофита. вк — внутренняя кора, к — ксилема, нк — наружная кора, у — устьице, ф — флоэма (*б*, *в*, *д* — Мейен, 1987)

окружает ксилему, образуя единый центральный цилиндр. В нижней части стебля иногда возникала сифоностела с сердцевиной в центре. Трахеиды имели кольчатые и спиральные утолщения.

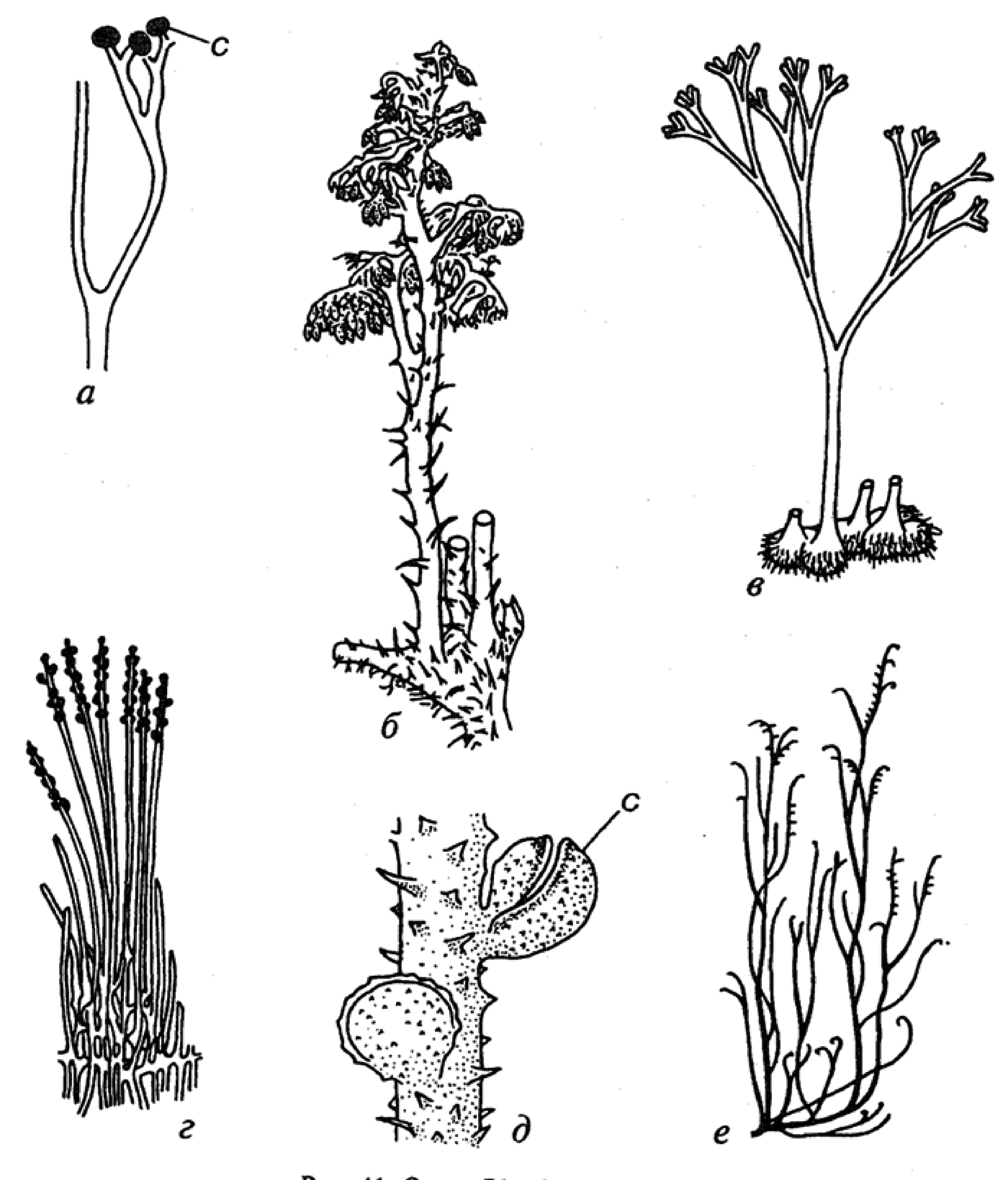


Рис. 41. Отдел Rhyniophyta (S–D)

а — Cooksonia (S–D_1); *б* — Psilophyton (D_{1-2}); *в* — Horneophyton (D_1), реконструкция; *г* — Zosterophyllum (D_1), реконструкция; *д*, *е* — Sawdonia (D), реконструкция фрагмента и общего вида. с — спорангии (Мейен, 1987)

Настоящие корни и листья отсутствовали. Роль корней выполняла разветвленная подземная часть стебля с тонкими отростками — ризоидами. Настоящие листья отсутствовали, могли развиваться только шиповидные выросты эпидермиса (эмергенцы), в которые не заходил проводящий пучок. Функцию фотосинтеза осуществляли стебли.

Риниофиты размножались с помощью спор равной величины, группировавшихся, как и у других высших растений, по четыре

(тетрады) и располагавшихся в спорангиях. Споры округлые с трехлучевой щелью. Спорангии занимали терминальное положение, обычно располагаясь на концах побегов или сбоку на ответвлениях, образуя иногда определенные группировки — фертильные зоны. Реже спорангии были рассредоточены вдоль побега. Спорофиты со спорангиями и гаметофиты с половыми продуктами существовали в виде самостоятельных растений.

Как в действительности обстояло дело у риниофитов, мы не знаем. Не исключено, что жизненный цикл риниофитов мог быть таким же, как у мхов, т.е. спорангии росли на отдельных диплоидных побегах, тогда как все остальное тело растения было гаплоидным. Если это действительно было так, тогда чередование поколений (при котором спорофит и гаметофит существуют в виде самостоятельных растений) у современных плаунов, хвощей и папоротников — явление эволюционно вторичное.

Остатки риниофитов фрагментарны. Это отпечатки побегов, значительно реже органы спороношения и участки стебля с элементами стелы. Изредка скопления кутинизированных побегов образуют горючие сланцы и прослои углей (девонские отложения Кузбасса). Описанную группу растений долгое время называли псилофитами, однако под родовым названием Psilophyton были объединены части различных растений. Было предложено другое название — риниофиты, но и оно не совсем удачно, так как объем и систематическое положение рода Rhynia не являются точно определенными. Существует и третье название Propteridophyta (допапоротники), отражающее примитивность строения этих растений: нет корней, нет настоящих листьев, шиповидные выросты не имеют проводящих пучков, органы спороношения располагаются на концах побегов.

Происхождение и эволюция риниофитов не достаточно ясны. По сравнению с другими отделами водных и наземных растений они были очень недолговечны: возникли в первой половине силура и вымерли в конце девона, их расцвет приходится на ранний и средний девон. Итак, наземные растения риниофиты начали осваивать сушу около 420 млн лет назад. Они росли в прибрежных частях водоемов, частично располагаясь в воде. По своей значимости это один из важнейших эволюционных этапов в жизни растений, хотя до полного освоения суши было еще далеко. Образно говоря, риниофиты приподнялись над водой, приблизились к берегу, кое-где перебрались на влагоемкие участки, но «оторваться» от воды не смогли. Силурийско-девонский этап развития высших растений характеризуется удивительным однообразием и бедностью наземной растительности.

Риниофиты считаются первыми наземными растениями, но есть данные, что первыми были моховидные. Однако моховидные

оказались тупиковой ветвью, а риниофиты дали начало другим отделам высших растений, хотя не всегда возможно проследить конкретные филогенетические связи.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ. DIVISIO LYCOPODIOPHYTA

(греч. lykos — волк; pous, podos — нога; phyton — растение)

Плауновидные — наземные растения, имеющие стебель, филлоидные листья и корни (или ризофоры). В современной флоре известны только травянистые формы, к которым относится собственно род Lycopodium — плаун. Гаметофит современного плауна существует в виде самостоятельного подземного растения, от которого начинается рост спорофита. На рис. 42 показано, что споры плауна, попадая в почву (прорастают на 3–8-й год), дают начало гаметофиту (существует до 12 лет, а затем отмирает). От погруженного в землю гаметофита возникает зародыш спорофита. Естественно, что этому предшествует возникновение в верхней части гаметофита архегониев и антеридиев с половыми

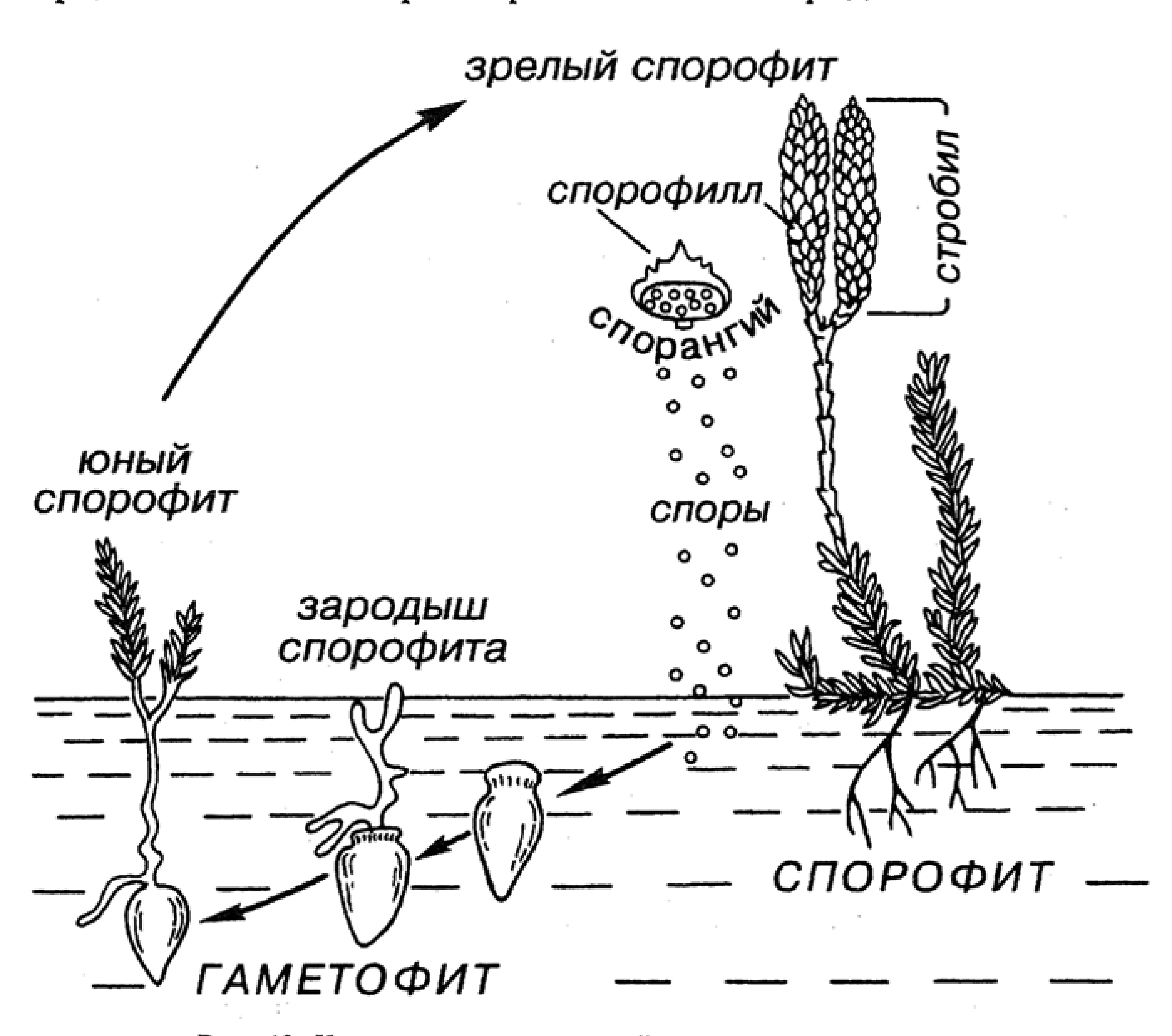


Рис. 42. Чередование поколений у современного плауна

продуктами. Цикл развития спорофит — гаметофит — новый спорофит подобен таковому у папоротников (см. рис. 38).

Первые плауновидные, произошедшие в позднем силуре от риниофитов, были небольшими травянистыми растениями. В позднем палеозое появляются крупные древовидные формы. Возникновение деревьев как таковых стало возможным благодаря появлению камбия, что определило вторичный рост растений. В стволе, как правило, резко преобладает кора, составляющая у древесных форм до 80–90% (порядок Lepidodendrales).

Нижняя подземная часть ствола обычно многократно дихотомически ветвилась, образуя так называемый ризофор (= стигмарии). Ризофор (греч. rhiza — корень; phoros — несущий) по положению соответствует корням, хотя, возможно, он мог быть погружен в субстрат неполностью. От ризофора отходили аппендиксы, при их отпадании оставался небольшой округлый отпечаток «глазок», или стигма, в центре которого наблюдается выход проводящего пучка. По анатомическому строению ризофор и аппендиксы отличаются от настоящих корней и корневых волосков.

Примитивность плауновидных проявляется в строении листоподобных образований — филлоидов. У наиболее примитивных форм имелись только эмергенцы. Филлоиды обычно узкие, удлиненные, с листовым следом, но еще не имевшие листовых прорывов (см. рис. 37). Иногда листья плауновидных по морфологии с трудом отличимы от подобных образований хвойных (сходство конвергентное). Проводящая система построена по варианту актиностелы (разновидность протостелы) либо сифоностелы. Споры равных или разных размеров, они образуются в спорангиях, которые располагаются на верхней стороне или в пазухах видоизмененных листьев — спорофиллов. Последние нередко группируются в стробилы (греч. strobilos — сосновая или еловая шишка). В одном стробиле могли находиться и макро- и микроспорофиллы (см. рис. 44).

При разделении плауновидных на порядки в первую очередь используются два признака: 1) равно- или разноспоровость, 2) наличие или отсутствие лигулы (лат. ligula — язычок), представляющее собой особое образование при основании листа или в его пазухе. Лигула иногда помещается в углублении (см. рис. 46). Ее функция недостаточно ясна. Равноспоровые плауновидные, за редким исключением, не имели лигулу, а у разноспоровых она была. Ниже рассмотрены только три порядка: Drepanophycales (S_2?, D), Protolepidodendrales (D_{1-2}) и Lepidodendrales (C–T).

Порядок Drepanophycales охватывает наиболее древних плауновидных, которые, видимо, возникли от риниофитов в позднем силуре. Это были кустарниковые растения, не превышающие в высоту 1 м (рис. 43). Стела устроена просто: актиностела,

имеющая звездчатую форму на поперечном сечении, в нижней части ствола иногда образуется сифоностела. Стебель дихотомически ветвящийся. Мелкие, на концах игольчатые, филлоиды или эмергенцы обычно располагались по спирали. Лигула отсутствовала. У рода Drepanophycus проводящий пучок заходил в филлоидный лист, а у рода Asteroxylon проводящий пучок доходил только до основания эмергенца, не заходя внутрь (см. рис. 43, *в*). Округлые или удлиненные спорангии находились на верхней поверхности спорофиллов либо были углублены в их пазухах или прикреплялись к стеблю. Споры равных размеров. Надземная стелющаяся часть стебля ориентирована горизонтально.

Дрепанофиковые известны из отложений девона, видимо, они появились в позднем силуре. Иногда с ними сближают кембрийский род Aldanophyton. Находки этого рода приурочены к битуминозным известнякам, которые могли образовываться только вдали от берега, и поэтому сомнительно, что Aldanophyton мог

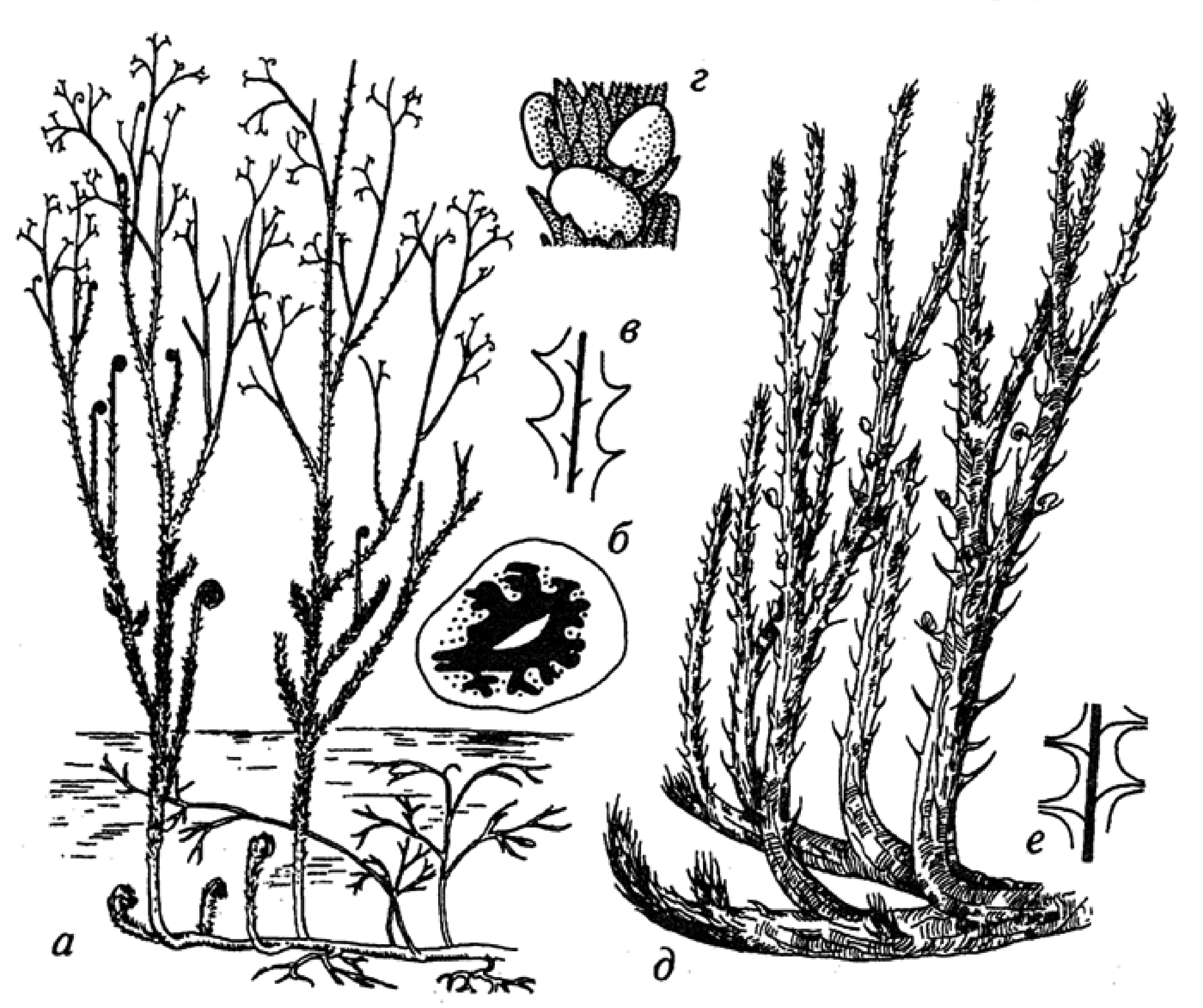


Рис. 43. Порядок Drepanophycales (S_2?, D)
а–г — Asteroxylon (D_2): *а* — реконструкция, *б* — поперечный разрез стебля, *в* — продольный разрез стебля с выступами — эмергенцами, *г* — реконструкция побега со спорангиями; *д*, *е* — Drepanophycus (D): *д* — реконструкция, *е* — продольный разрез стебля с филлоидами

принадлежать высшим растениям. Сейчас начинают оспаривать и силурийские находки дрепанофиковых, тем самым ограничивая интервал их существования только девоном.

Порядок Protolepidodendrales (греч. protos — первый; Lepidodendrales — название одного из порядков плауновидных) включает небольшую группу ранне-среднедевонских травянистых растений высотой до 20–30 см (рис. 44). Характерно наличие подземного горизонтального корневища, от которого отходили вертикальные дихотомически ветвящиеся побеги. Вильчатые или пятилопастные филлоиды имеют преимущественно спиральное расположение. При отпадении филлоидов оставались возвышения — зачаточные листовые подушки. У большинства форм была лигула — язычок. Спорангии располагались на верхней поверхности филлоидов, спорофиллы могли группироваться вместе, занимая на побеге конечное положение. Споры равных размеров. Протолепидодендроновые дали начало следующему порядку, с которым их сближают однотипное расположение листьев и наличие зачаточных листовых подушек.

Порядок Lepidodendrales (греч. lepis, lepidos — чешуя; dendron — дерево) представлен крупными вымершими древесными растениями, которые достигали в поперечнике 2 м и в высоту 30–40 м (рис. 45). Стволы лепидодендроновых нередко дихотомически ветвились, создавая широкую крону. Удлиненные, обычно линейные

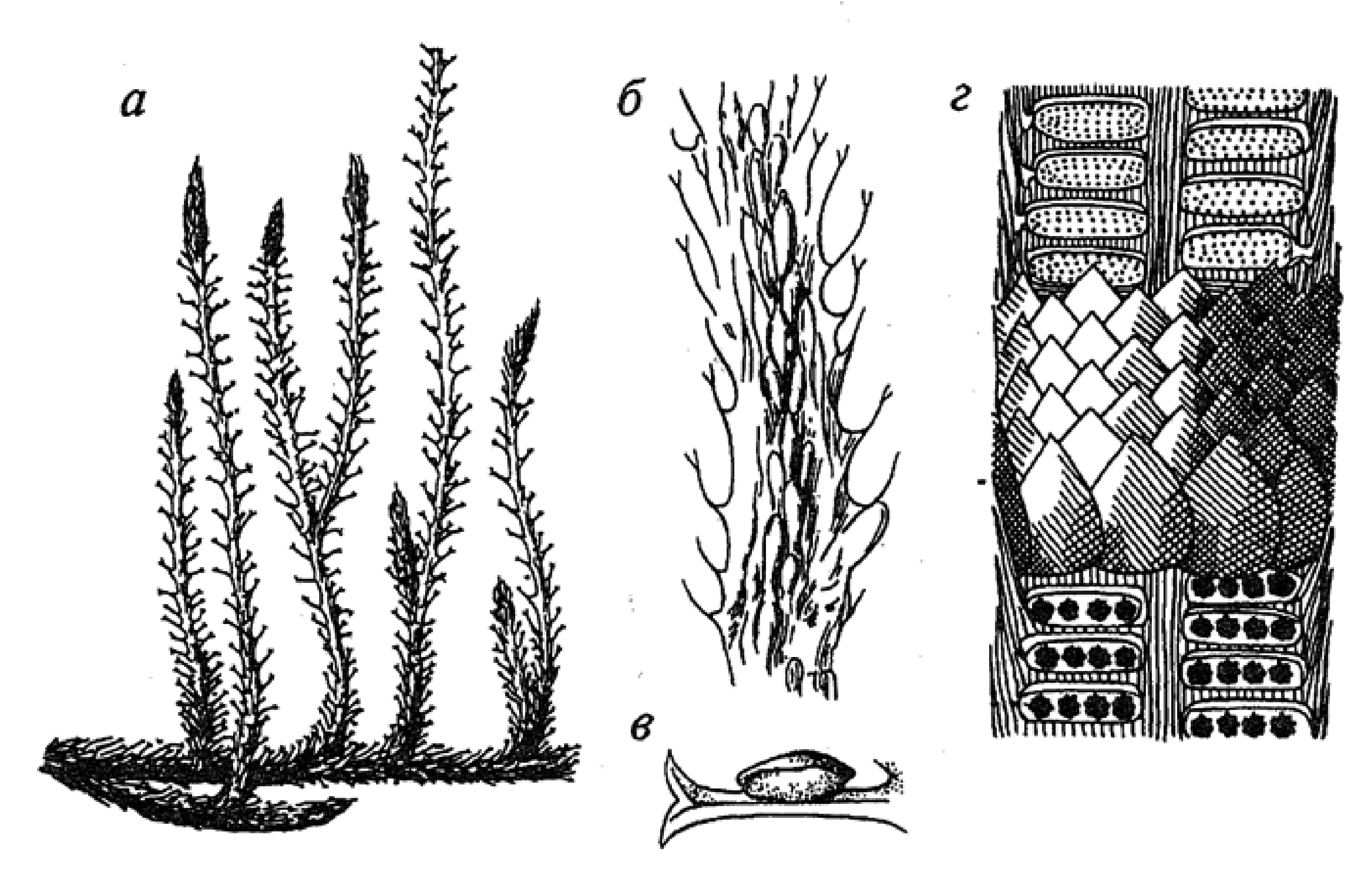


Рис. 44. Отдел Lycopodiophyta (S_2–Q)
а–в — Protolepidodendron (D_{1-2}): *а* — реконструкция, *б* — часть стебля с филлоидами, *в* — филлоид со спорангиями; *г* — схема строения стробила рода Flemingites (С–Р)

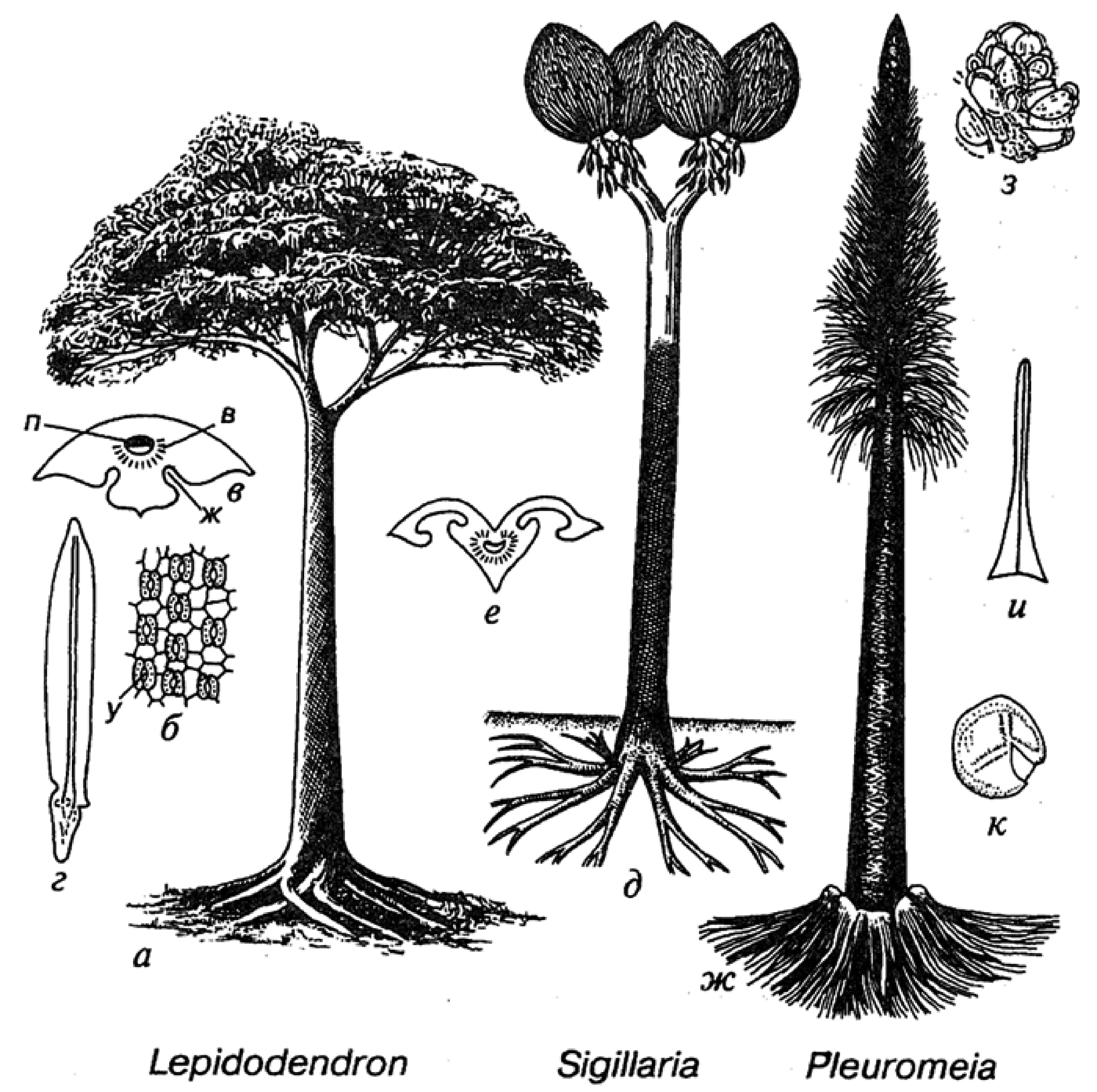


Рис. 45. Порядок Lepidodendrales (C–T)

а–в — Lepidodendron (C–P): *а* — реконструкция, *б* — устьица в желобках филлоида, *в* — поперечное сечение филлоида; *г* — Lepidostrobophyllum (C_2), спорофилл; *д, е* — Sigillaria (C–P): *д* — реконструкция, *е* — поперечное сечение филлоида; *ж–к* — Pleuromeia (T): *ж* — реконструкция, *з* — стробил, *и* — филлоид, *к* — микроспора. в — воздухоносная ткань, ж — желобок с устьицами, п — проводящий пучок, у — устьица

филлоиды, иногда имеющие длину до 1 м, закономерно располагались на приподнятых участках ствола, получивших название листовых подушек. По мере роста дерева и опадания листьев ствол обнажался и на коре проступал правильный рельеф листовых подушек.

Листовая подушка рода Lepidodendron имеет форму ромба, вытянутого в высоту (рис. 46). В ее верхней трети на месте отпадания листа обособился листовой рубец. Листовой рубец по форме был почти квадратными либо подобно листовой подушке имел форму ромба, но вытянутого по горизонтали. В пределах листового рубца выделяются три элемента. Средний, листовой, след является

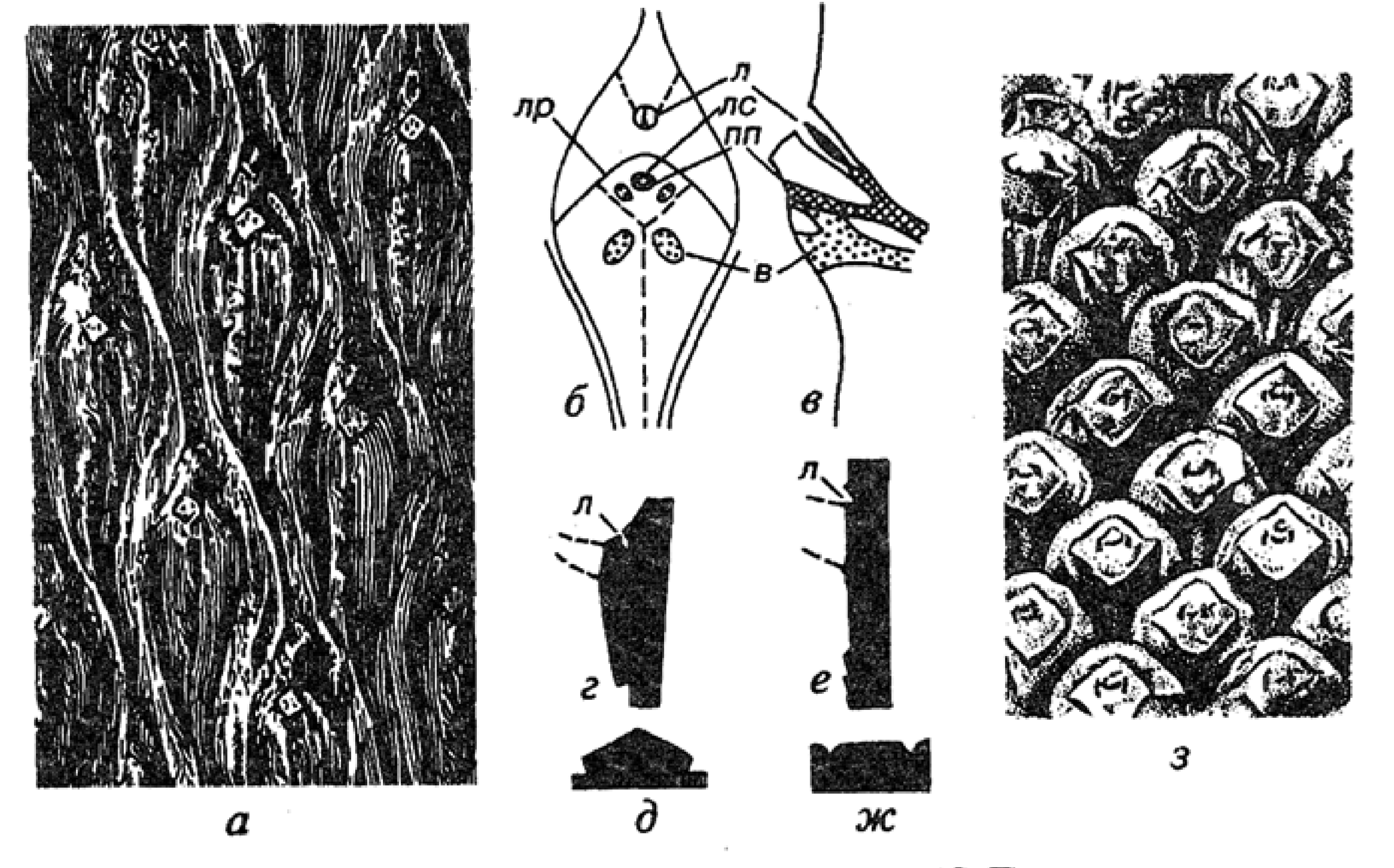


Рис. 46. Порядок Lepidodendrales (C–T)
а–д — Lepidodendron (C–P): *а* — отпечаток коры с листовыми подушками, *б*, *в* — схема строения листовой подушки (*б* — анфас, *в* — продольный разрез), *г*, *д* — контур листовой подушки вдоль и поперек стебля; *е–з* — Sigillaria (C–P): *е–ж* — контур листовой подушки вдоль и поперек стебля, *з* — кора с листовыми подушками. в — воздухоносная ткань, л — лигула, лр — листовой рубец, лс — листовой след, пп — проводящий пучок (*г*, *д*, *е*, *ж* — Мейен, 1987)

отпечатком проводящего пучка, а боковые — представляют выходы двух воздухоносных тяжей. Два подобных тяжа располагались ниже листового рубца за его пределами. Воздухоносные тяжи способствовали газообмену. В верхней части листовой подушки располагалась лигула. Листовые подушки лепидодендроновых по мере роста растения разрастались и увеличивались, поэтому в нижней части дерева они в 20–30 раз превосходят таковые в верхней его части, где листья только отпали.

У некоторых лепидодендроновых, например у рода Sigillaria (см. рис. 46), листовые подушки отсутствовали и листовые рубцы, подобные таковым у рода Lepidodendron, могли располагаться на ребристой или гладкой коре.

Степень сохранности коры различна, поэтому форма и строение листовых подушек будут существенно различаться, что схематически показано на рис. 47. Для различных форм сохранности предложены самостоятельные латинские названия (роды Bergeria, Knorria, Helenia).

Ризофор обычно состоит из четырех главных ветвей, которые многократно дихотомически разделялись и неглубоко погружались в землю (рис. 48). У высоких древесных форм площадь, занятая ризофором, могла в диаметре превышать 20 м. У триасового

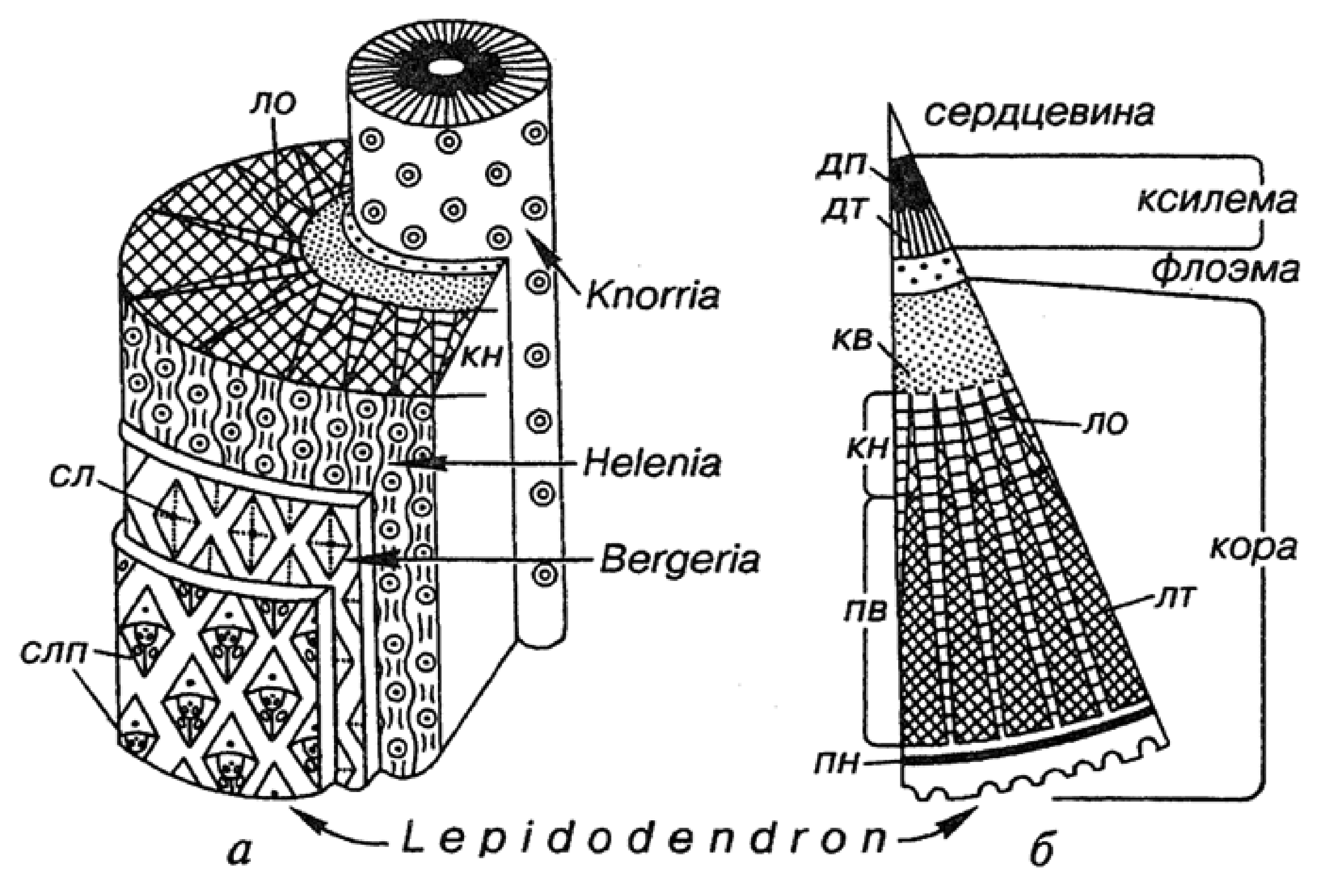


Рис. 47. Схема строения коры и стебля лепидодендроновых
а — блок-диаграмма, показывающая различные формы сохранности коры и древесины, *б* — схема расположения тканей на поперечном срезе стебля. дп, дт — ксилема (древесина) первичная и вторичная; кв, кн — первичная кора внутренняя и наружная; ло, лт — лучи основной и механической тканей; пв, пн — перидерма внутренняя и наружная; сл — листовой след; слп — листовые подушки

рода Pleuromeia подземная часть растения имеет форму расширенного клубня с четырьмя якореподобными отростками.

Лепидодендроновые были разноспоровыми растениями, для мегаспор и микроспор характерна трехлучевая щель разверзания (см. рис. 45, *к*). Спорофиллы собраны в стробилы, которые могли содержать как микро-, так и мегаспорангии (см. рис. 44). У некоторых плевромей отсутствовали стробилы, а имелись только фертильные зоны со спорангиями.

Ствол лепидодендроновых имел толстую кору и тонкий проводящий пучок, устроенный преимущественно по типу прото- или сифоностелы. Такое соотношение коры и проводящего пучка характерно для стволов маноксилического типа (греч. manos — редкий, неплотный; xylon — древесина, срубленное дерево). Такие стволы можно называть малодревесинными. Растения с маноксилическим стеблем произрастали в условиях безморозного климата. В тех случаях, когда в стволе лепидодендроновых помимо толстой коры присутствовали хорошо развитые воздухоносные ткани, можно предполагать, что такие формы росли в тропических и субтропических условиях. Возможно, что нижняя часть растений периодически затоплялась.

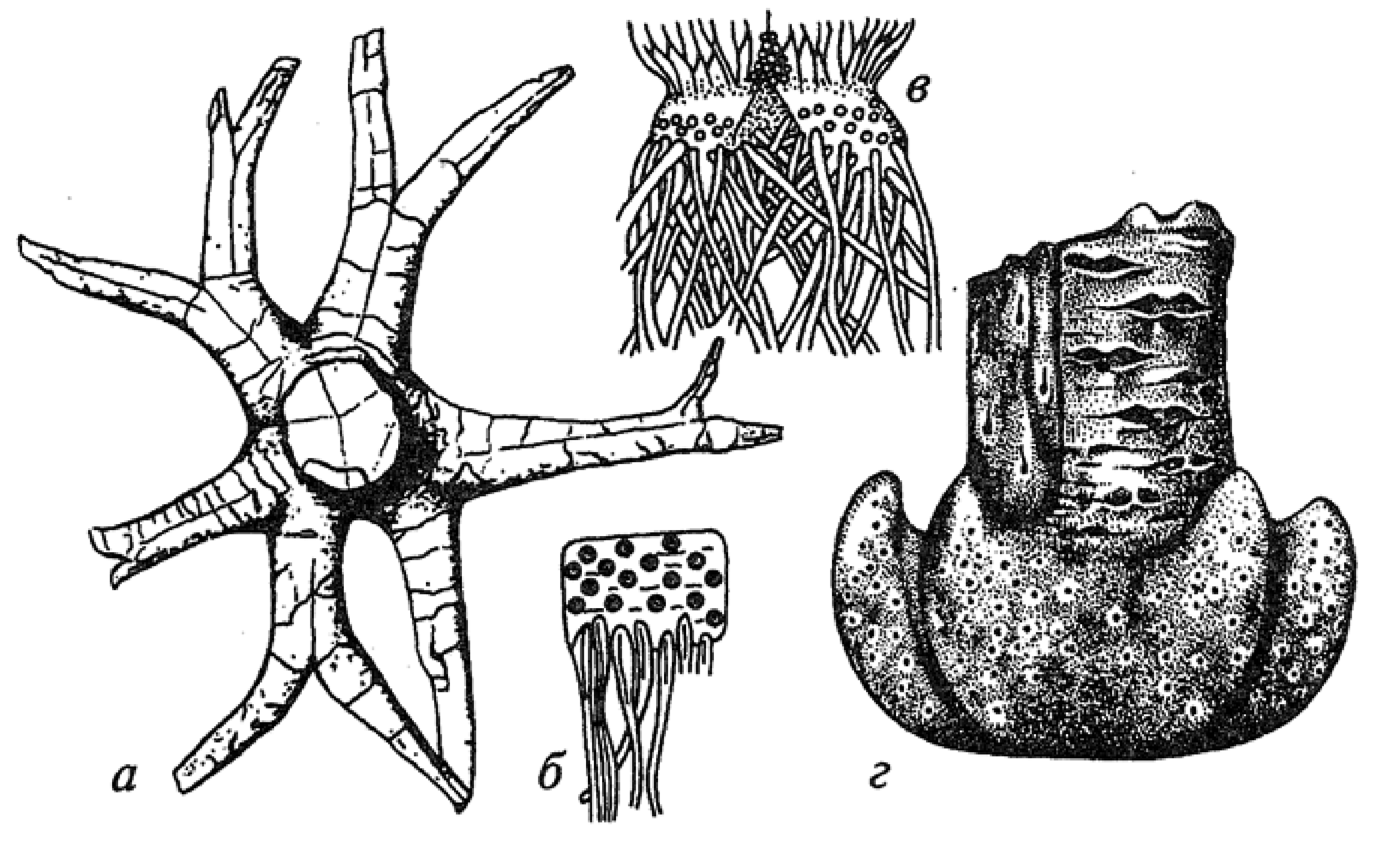


Рис. 48. Порядок Lepidodendrales (C–T)
а, *б* — Stigmaria (C–P): *а* — дихотомически ветвящийся ризофор, *б* — фрагмент ризофора с аппендиксами; *в* — Protostigmaria (C_1), клубневидный ризофор с аппендиксами; *г* — Pleuromeia (T), нижняя часть ствола с клубневидным ризофором, видны рубцы листьев-филлоидов и аппендиксов

В ископаемом состоянии от лепидодендроновых сохраняются отпечатки коры, листьев, стволы, изредка органы спороношения. Как правило, находки бывают разрозненны и получают самостоятельные латинские названия, а предлагаемые реконструкции нередко спорны, ибо далеко не всегда представляется возможность доказать, что все составные части в действительности принадлежали одному растению. Так, Lepidostrobus — шишка лепидодендроновых, а Stigmaria — подземная часть стебля.

Лепидодендроновые, вероятно, возникли в позднем девоне, их расцвет приурочен к карбону, в триасе они вымерли. Они составляют значительную часть углей карбона и перми.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ. DIVISIO EQUISETOPHYTA

(Equisetum — хвощ; греч. phyton — растение)

Отдел хвощевидных представлен в современной флоре травянистыми формами с жесткими стеблями, а в позднем палеозое это были травянистые формы, лианы и деревья. Гаметофит существует как маленькое самостоятельное растение (около 2 мм), на котором формируются архегонии и антеридии. Чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений у хвоща показано на рис. 49.

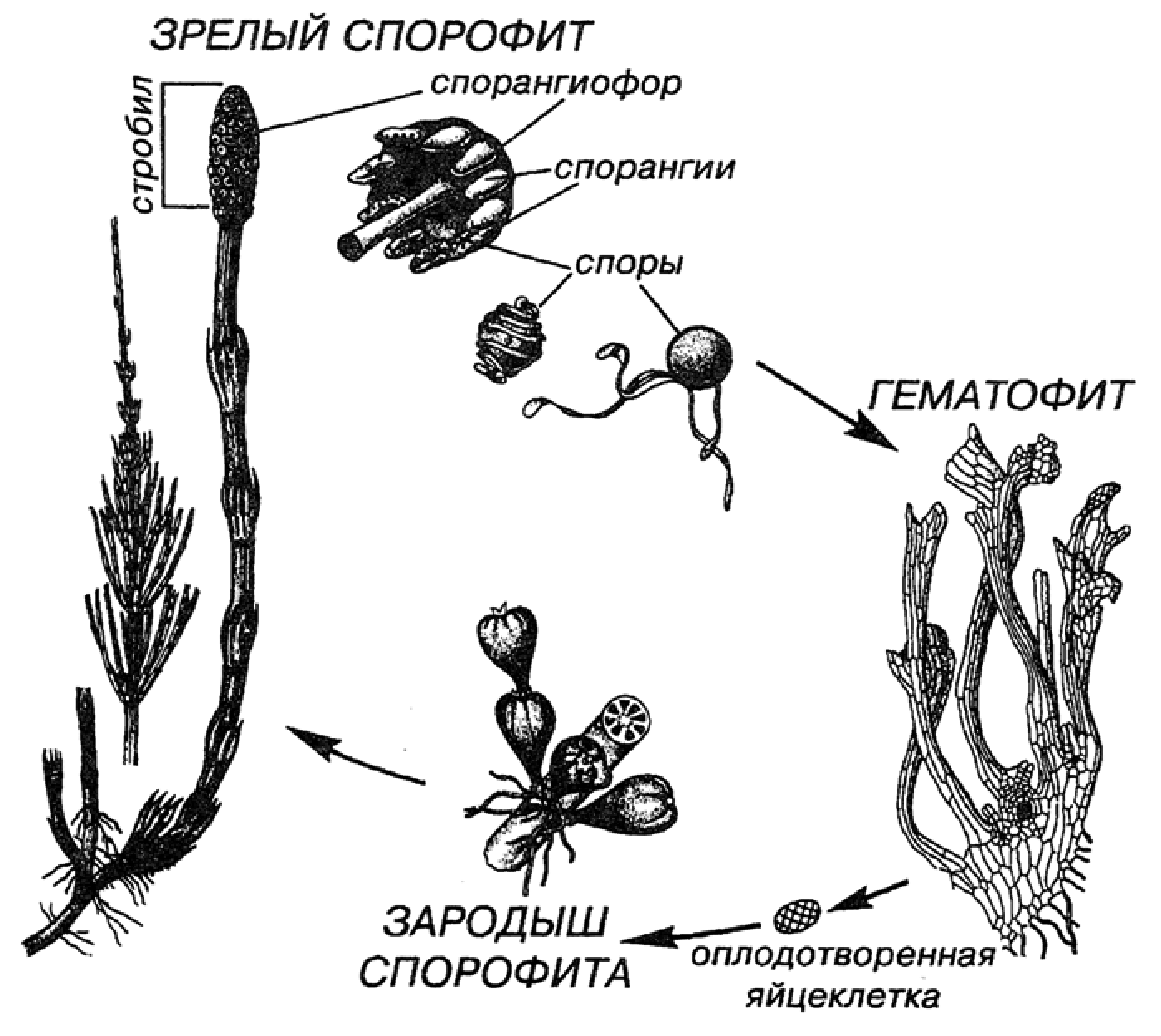


Рис. 49. Чередование поколений у современного хвоща

У спорофита стебель членистый, состоящий из междоузлий и узлов, от последних отходят мутовки листьев и боковые, тоже членистые, побеги. Форма листьев изменчива: от узких, почти нитевидных, до удлиненных ланцетовидных и укороченных клиновидных. Они образовались в результате срастания конечных веточек — теломов; число их нередко кратно трем. Стробилы обычно имеют колосковидную форму и занимают на побегах конечное положение. Подобно стеблю и подземному корневищу, стробилы имеют членистое строение, что подчеркивается мутовчатым расположением спорангиофоров (см. рис. 49).

Стебли травянистых и стволы древесных форм имеют сердцевину. Нередко в связи с разрушением сердцевины они становятся полыми. Проводящая система стебля состоит из множества самостоятельных радиально расположенных пучков (артростела) либо стебель построен по типу сифоностелы, актиностелы, реже протостелы (см. рис. 36). Значительная часть ствола образована корой.

В ископаемом состоянии от членистостебельных сохраняются слепки внутренней полости стволов, а также отпечатки стволов,

листьев и изредка органы спороношения. Строение стебля, листьев и органов спороношения положено в основу разделения на несколько порядков. Ниже охарактеризованы три из них: Sphenophyllales (D_3–P), Calamitales (D_3–P) и Equisetales (C–Q).

Порядок Sphenophyllales (греч. sphen — клин; phyllon — пластинка, лист) объединяет вымершие травянистые растения, видимо, лианы с членистым продольноребристым ветвящимся стеблем (рис. 50). Листья клиновидной формы, иногда сильно рассеченные, число листьев в мутовке кратно трем. Фертильные ветви — с конечными колосковидными стробилами. Считалось, что клинолистники появились в позднем девоне и вымерли в перми, сейчас имеются данные о их находках в триасе Катазиатской области (см. рис. 72).

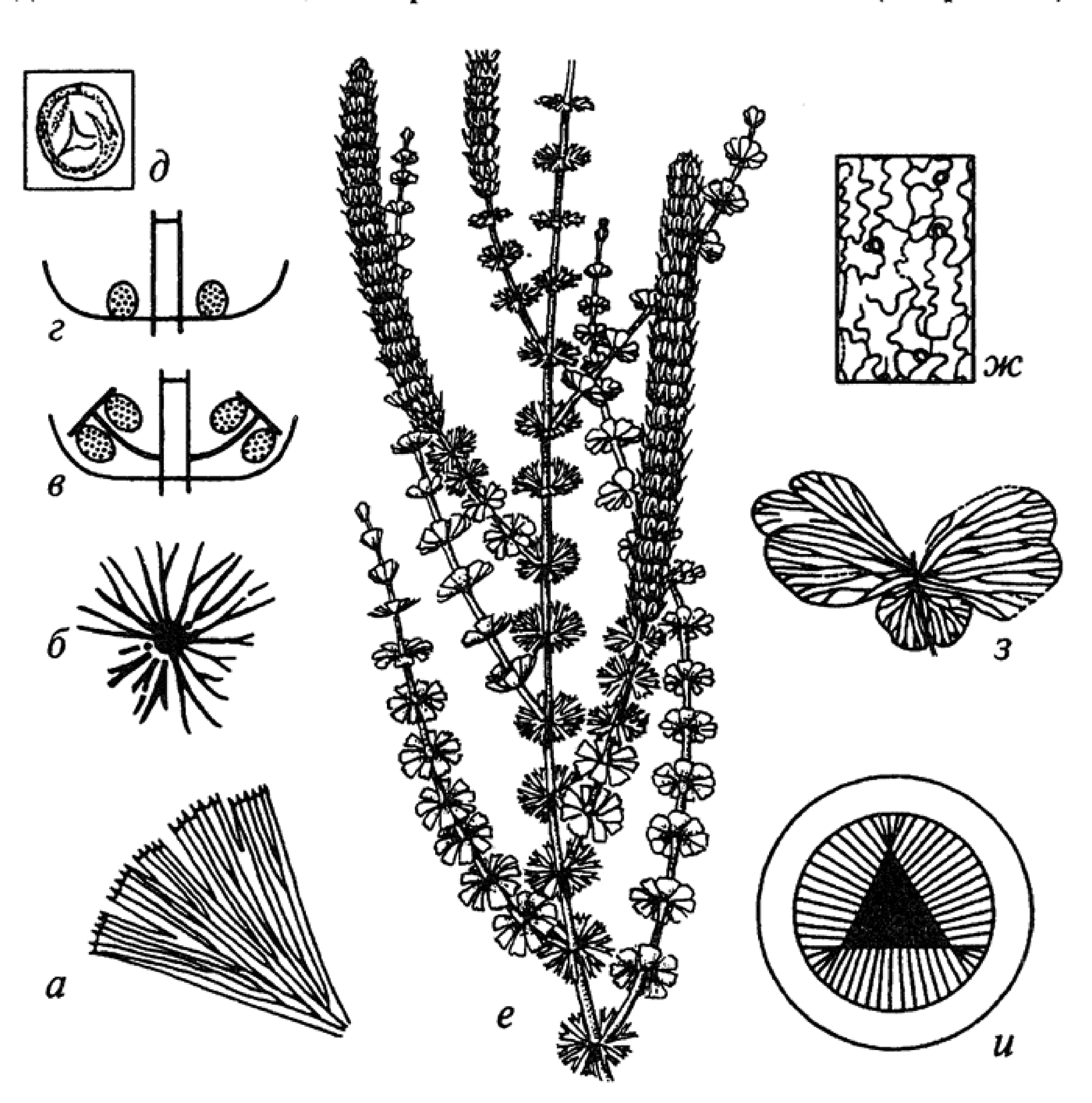


Рис. 50. Порядок Sphenophyllales (D_3–P)

а–е — Sphenophyllum (D_3–P): *а, б* — листья S.saxonicum (C_2) и S.tenerrimum (C_1), *в, г* — схема расположения спорангиев в стробилах у S.trichomatosum и S.majus, *д* — спора S.tenerrimum, *е* — реконструкция побега S.cuneifolium (C) с листьями и стробилами; *ж, з* — Trizygia (C_3–T_1): *ж* — эпидерма, *з* — мутовка листьев; *и* — схема строения стебля (протостела)

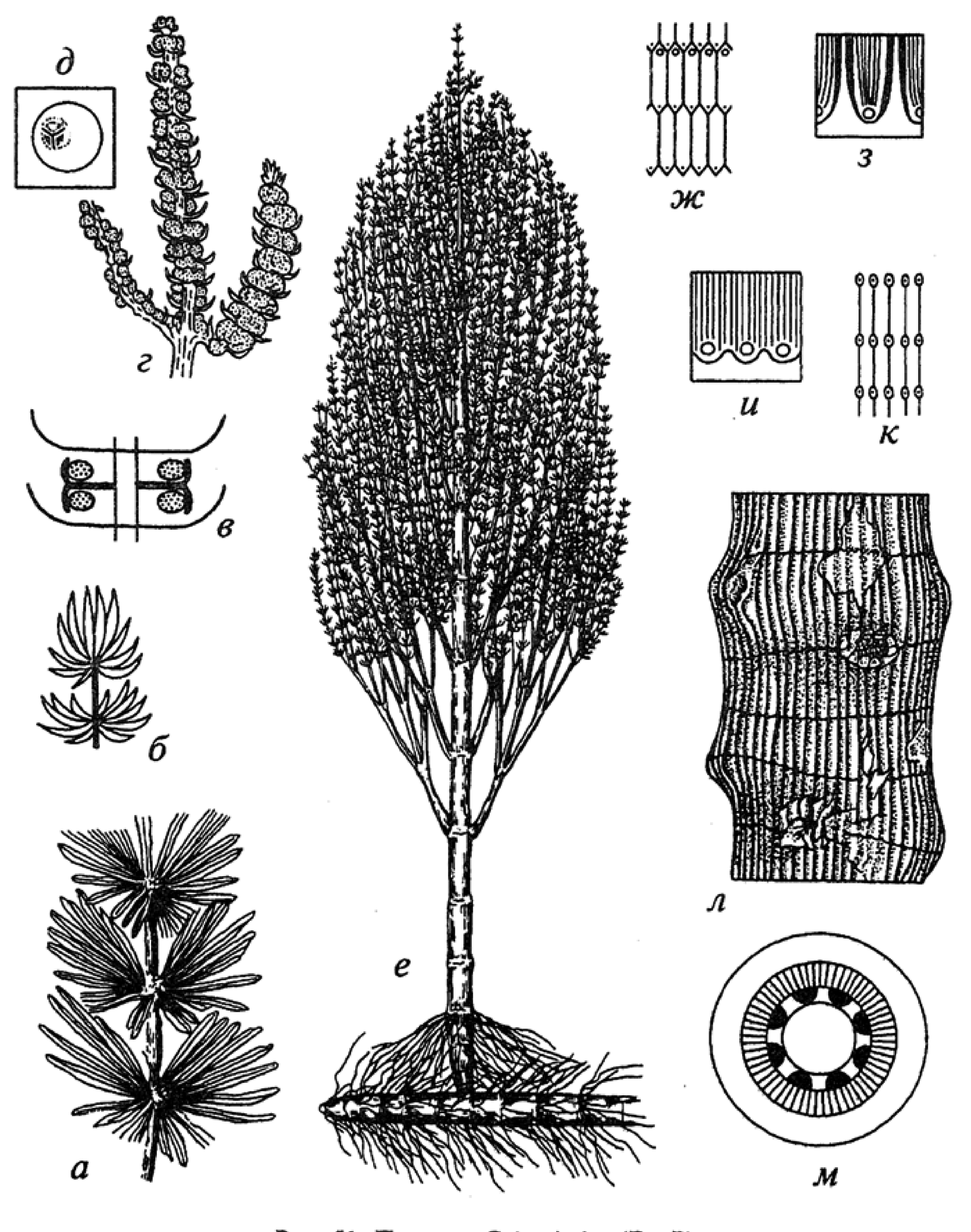


Рис. 51. Порядок Calamitales (D_3–P)

а — Annularia (C–P); *б* — Lobatannularia (P_2); *в–д* — Calamostachys (C–P): *в* — схема расположения спорангиев в стробиле, *г* — побег со стробилами, *д* — спора; *е*, *ж* — Calamites (C–P): *е* — реконструкция, *ж* — схема расположения ребер и проводящих пучков на стволе; *з* — схема поперечного сечения стелы Calamodendron (C); *и–л* — Archaeocalamites (D_3–C_1): *и* — схема поперечного сечения стелы, *к* — схема расположения ребер и проводящих пучков на стволе, *л* — внешний вид ствола; *м* — обобщенная схема строения стебля каламитовых (артростела)

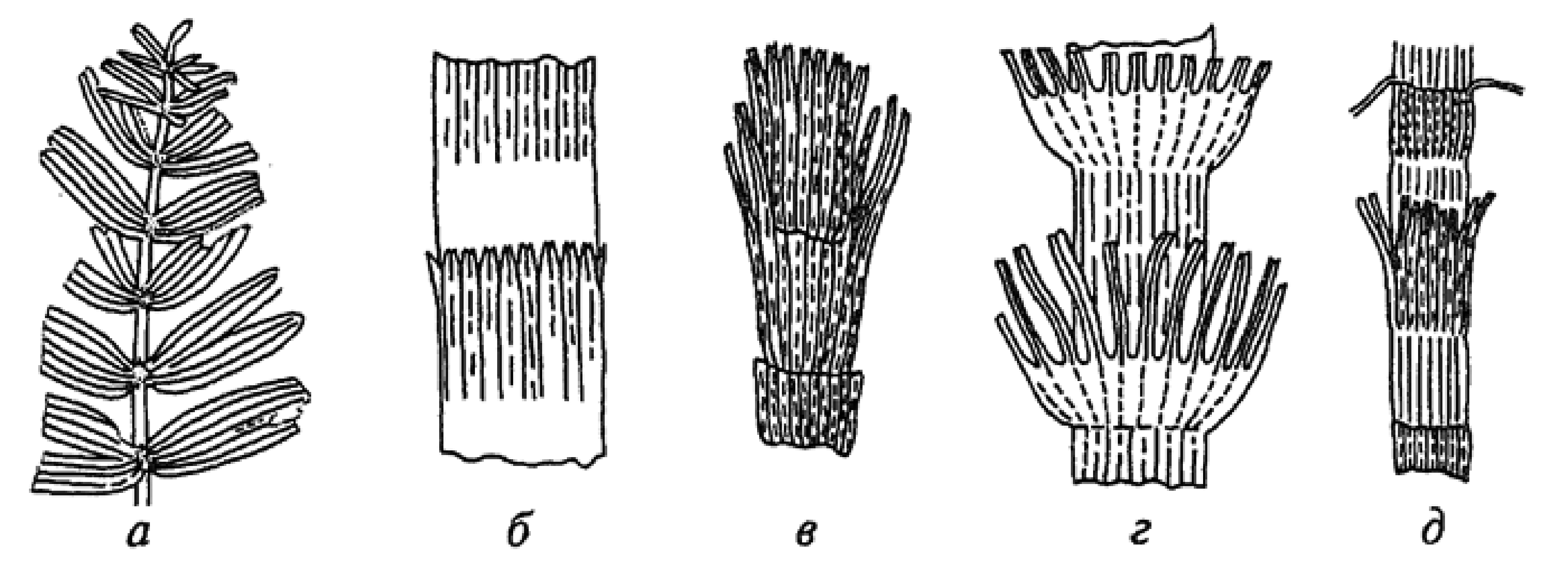


Рис. 52. Порядок Equisetales (C–Q)
а — Schizoneura (P–T); *б–д* —«Phyllotheca» (C–P): *б*, *в* — формы ангарские, *г*, *д* — формы гондванские (Мейен, 1981)

Порядок Calamitales (лат. calamus — тростник) включает вымершие древесные растения, достигавшие в высоту 20 м. По внешнему облику (членистое строение ствола, мутовчатое расположение ветвей и листьев) они похожи на огромные хвощи (рис. 51). В узлах соседних междоузлий ребра либо чередовались, либо были противопоставлены. Листья узкие ланцетовидные, число их в мутовке обычно кратно трем и превышает 20. У наиболее ранних каламитовых листья в виде многократно ветвящихся нитевидных элементов. Спорангии были как равно-, так и разноспоровые, обычно собраны в компактные конечно расположенные стробилы, имеющие вид колоска. В ископаемом состоянии наиболее часто встречаются ядра сердцевины с продольной ребристостью, поверхности и отпечатки стволов и листьев. Каламитовые появились в позднем девоне и вымерли в перми.

Порядок Equisetales (лат. equus — лошадь, seta — щетинка) объединяет травянистые многолетние растения, типичным представителем которых является современный хвощ. Хвощевидные обладают характерными мутовками листьев, иногда сросшимися в основании. Подобные мутовки получили родовое название Phyllotheca (рис. 52). Сейчас доказано, что они относятся к различным систематическим категориям и встречаются в различных палеофитогеографических областях. Хвощевые существуют с карбона до настоящего времени; они имеют большое значение для стратиграфии перми и триаса.

Для расчленения континентальных отложений верхнего палеозоя особенно важны каламитовые и клинолистниковые. В период своего расцвета в карбоне — перми они наряду с лепидодендроновыми являлись углеобразователями. Подобно последним они, видимо, были индикаторами субтропиков и росли в непосредственной близости от водоемов. Возможно, нижняя часть растения находилась на затопляемых участках.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ. DIVISIO POLYPODIOPHYTA

(Polypodium — родовое название папоротника; греч. phyton — растение)

Отдел папоротниковидных включает высшие растения, которые, видимо, произошли от риниофитов. Спорофит резко преобладает над редуцированным гаметофитом. По внешнему виду папоротники, включая крупные древовидные, а также лианоподобные формы, чрезвычайно разнообразные. Размеры наиболее крупных достигали в высоту 20–30 м, тогда как самые мелкие не превышают нескольких миллиметров. Стебель прямой или изгибающийся, обычно простой или разветвленный. Чаще разветвляется нижняя часть стебля, образуя подземное корневище. У древних палеозойских форм нередко стебель ветвился и в верхней части растения. Стела современных папоротников состоит из отдельных закрытых пучков, у которых ксилема окружена флоэмой (диктиостела); реже наблюдается протостела и сифоностела.

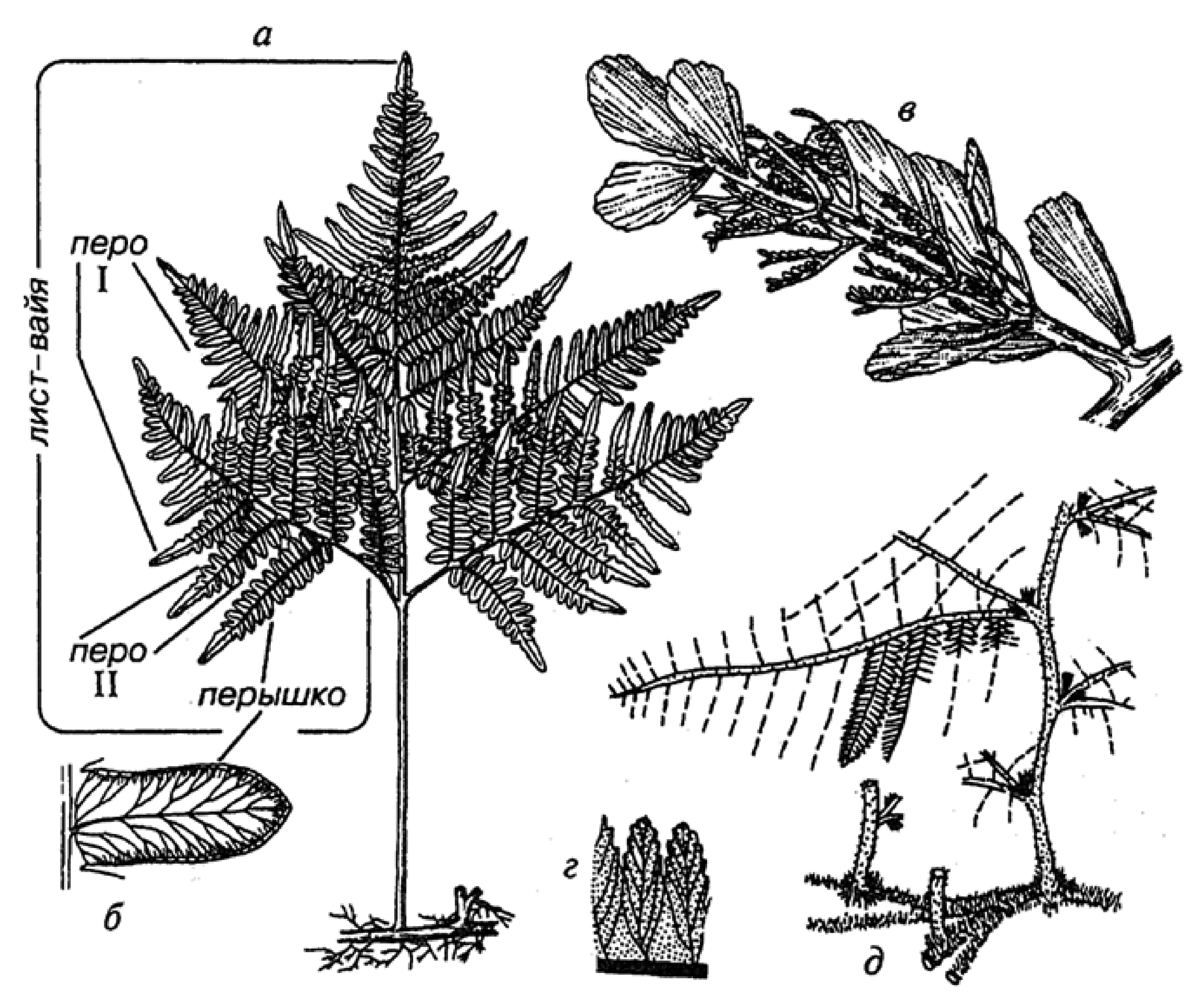


Рис. 53. Отдел Polypodiophyta (D_2–Q)

а — общий вид многоперистого (I, II) современного папоротника; *б* — жилкование перышка; *в* — Archaeopteris (D_3—C_1), перо со спорангиями; *г*–*д* — Nemeicopteris (С–P_1): *г* — фрагмент пера, *д* — реконструкция (*в* — Daber, 1983; *г*, *д* — Meyen, 1987)

Листья преимущественно крупные, как правило, сложно рассеченные, редко цельнокрайние. Длина листьев от 2 мм до 30 м. Рассеченный лист (или вайя) состоит из перьев, которые отходят от основной оси — рахиса. Каждое перо в свою очередь подразделяется на перышки, или сегменты. Вайи могут быть не только простыми — одноперистыми, но и сложными — многоперистыми. Многоперистые вайи состоят из перьев нескольких порядков. Расположение перьев и перышек, а также форма и жилкование последних чрезвычайно разнообразны (рис. 53, 54).

Спорангии папоротников располагаются преимущественно на нижней стороне листа или по его краю; они имеют различную форму, чаще всего группируясь в сорусы или срастаясь в синангии. У большинства папоротников споры равных размеров (равноспоровые). Для водных папоротников характерна разноспоровость. Споры имеют трех- или однолучевую щель разверзания. Из спор развивается гаметофит, существующий как самостоятельное растение (см. рис. 38). Папоротниковидные, так же как хвощевидные и плауновидные, характеризуются резким преобладанием спорофита над гаметофитом.

Папоротниковидные известны со среднего девона, в современной флоре они занимают значительное место, уступая мхам, покрытосеменным и хвойным. Число современных родов дости-

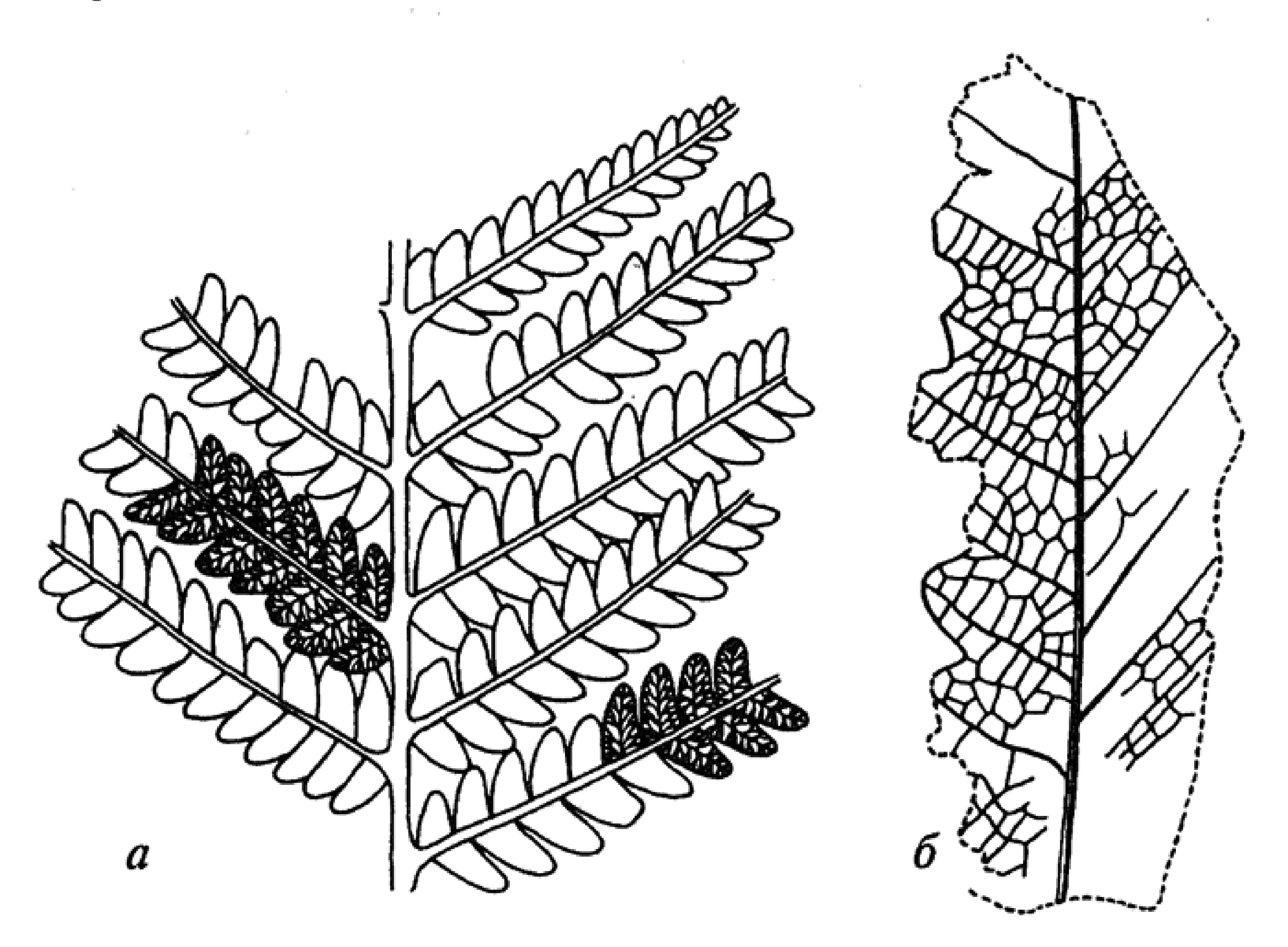


Рис. 54. Отдел Polypodiophyta (D_2–Q)
а — Cladophlebis (P–Q); *б* — Clathropteris (T–K_1)

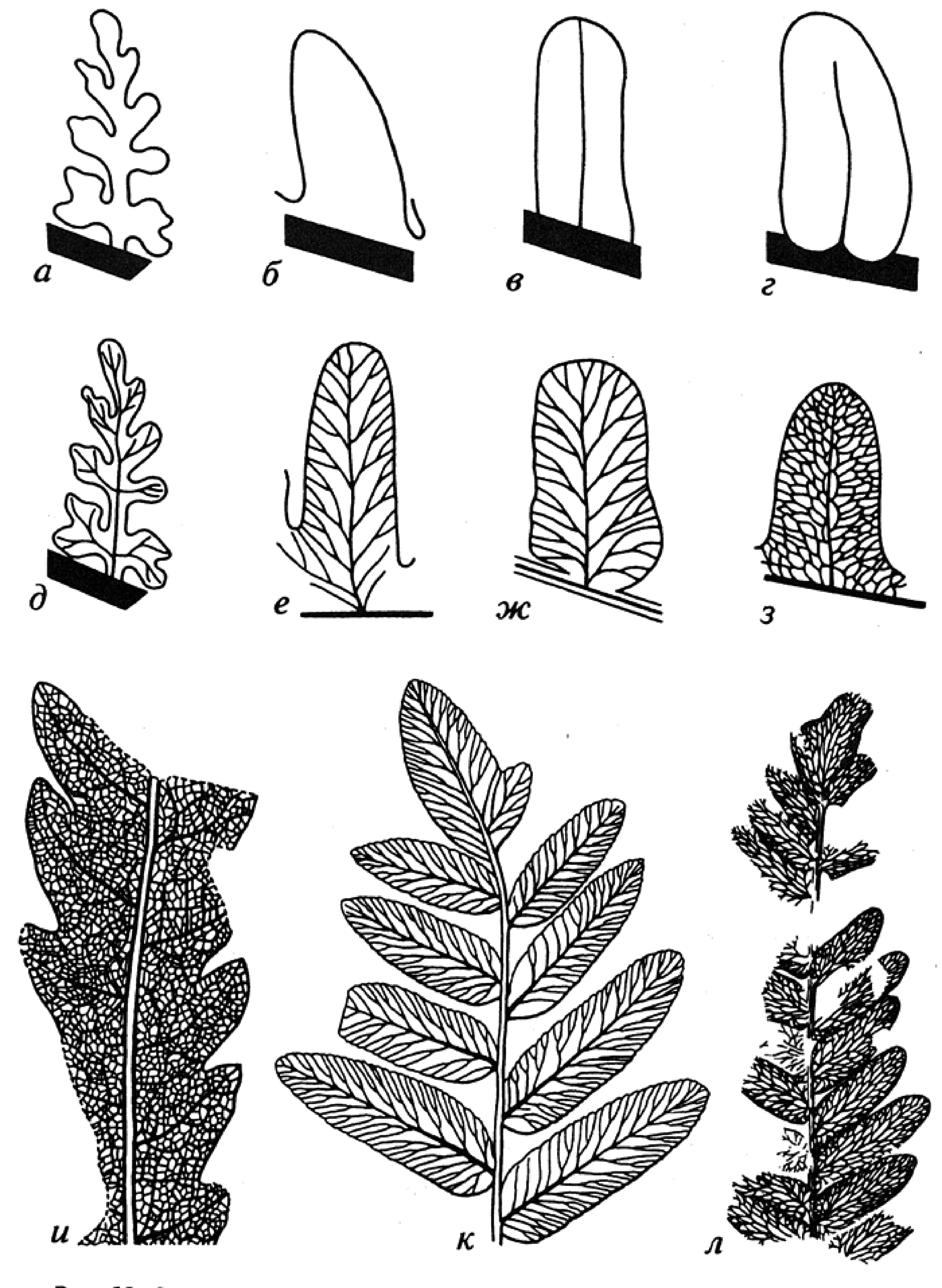


Рис. 55. Строение перышек настоящих папоротников и птеридоспермов

а–г — формы перышек и типы их прикрепления: *а* — сфеноптероидный (D_2–Q), *б* — алетоптероидный (C–Q), *в* — пекоптероидный (Є–Q), *г* — невроптероидный (C–Q); *д–з* — типы жилкования: *д–ж* — перистое, *з* — сетчатое; *и*, *к* — отдел папоротниковидных: *и* — Dictyophyllum (T–J), *к* — Osmunda (J–₽); *л* — отдел голосеменных: Linopteris (C_2)

гает 300, а число видов оценивается в 10 000. Сейчас произрастают преимущественно травянистые формы, лишь в тропиках и субтропиках встречаются лианоподобные и древовидные растения высотой до 12 м.

Преимущественно изолированное нахождение в ископаемом состоянии листьев и органов спороношения крайне затрудняет естественную систематику папоротников. А так как некоторые голосеменные (порядок Cycadofilicales) имеют листья такой же формы, что и папоротниковидные, то не всегда можно уверенно определить принадлежность стерильных листьев даже к отделам. В связи с этим для стерильных листьев папоротниковидных и некоторых голосеменных была предложена искусственная классификация, в основу которой положены тип прикрепления, рассеченность и жилкование перышек (рис. 55).

От папоротниковидных в отложениях верхнего девона сначала был найден стебель с простыми и спороносными листьями (род Archaeopteris), а потом ствол (род Callixylon). Вероятно, листья (род Archaeopteris) и ствол (род Callixylon) являлись частями одного растения. У археоптериса клиновидные перышки с веерным жилкованием (см. рис. 53). Спороносные листья представляли собой тонкие усикоподобные образования со спорангиями на тонких ножках, несущих в одних случаях крупные, а в других — мелкие споры (разноспоровые). Археоптериевые были высокими деревьями (диаметр ствола до 1 м). В отложениях верхнего девона листья археоптериса очень многочисленны, поэтому нередко говорят о позднедевонской археоптерисовой флоре. Поздний девон — ранний карбон.

Необходимо отметить, что род Archaeopteris наряду с группой близких родов обладал признаками как папоротниковидных, так и голосеменных. Наиболее высокоорганизованные разноспоровые папоротники, почти достигшие уровня голосеменных растений и являющиеся их предками, нередко выделяются в самостоятельную группу — прогимноспермы (предголосеменные).

НАДОТДЕЛ СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. SUPERDIVISIO SPERMATOPHYTA

(греч. sperma — семя; phyton — растение)

Семенные растения характеризуются следующими признаками: 1. Размножение осуществляется с помощью семян. Общий признак голосеменных и покрытосеменных растений — наличие семени, но у голосеменных отсутствует завязь, поэтому семя считают голым. 2. Мегаспоры созревают на спорофите и не покидают его. 3. Гаметофит не существует как самостоятельное растение. 4. Впервые появляется сосудистая система.

К семенным растениям отнесены два отдела: пинофиты, или голосеменные, и магнолиофиты, или покрытосеменные. Семенные растения появились в позднем девоне, в современной флоре они резко преобладают над споровыми.

ОТДЕЛ ПИНОФИТЫ, ИЛИ ГОЛОСЕМЕННЫЕ. DIVISIO PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOSPERMAE

(Pinus — родовое название сосны; греч. gymnos — голый; sperma — семя)

Пинофиты, или голосеменные, объединяют обширную группу семенных растений, представленных деревьями (высотой до 110 м), кустарниками, иногда лианами и травянистыми формами. Они являются очень разнообразной группой семенных растений, появившейся в позднем девоне и произрастающей в настоящее время практически на всех широтах. Многие современные голосеменные имеют игольчатые листья, спиральное расположение семенных чешуй в шишках, смоляные ходы (секреторные каналы). У древних голосеменных листья более разнообразные — цельнокрайние (округлые, языковидные, стреловидные и т.д.), лопастные, чешуевидные, игольчатые, реже сложноперистые, как у настоящих папоротников.

Развитие семени представляет собой сложный процесс. Он связан с длительным преобразованием мегаспорангия с мегаспорами в семязачаток и параллельным, хотя и не одновременным, преобразованием микроспор в пыльцу. При этом в мегаспорангии обычно сохраняется только одна мегаспора. Семязачаток представляет собой многоклеточное образование, имеющее снаружи одно или две оболочки (интегумент).

Прорастание мегаспоры и формирование женского гаметофита, дающего одну яйцеклетку, происходит внутри семязачатка. Семязачатки могут находиться на видоизмененных и невидоизмененных побегах, иногда занимая конечное положение. Группируются они по-разному: в виде кисти, колоска, зонтика, шишки. Эти совокупности соответствуют собраниям мегастробилов; так, каждая плодущая чешуя сосны представляет собой преобразованный магастробил. У современных голосеменных женские стробилы (мегастробилы) бывают деревянистые (сосна и др.) или реже ягодообразные (можжевельник и др.). Деревянистые шишки хвойных состоят из семенных чешуй, прикрытых спирально расположенными кроющими чешуями.

Пыльца, т.е. пыльцевые зерна, имеет у голосеменных шарообразную или яйцевидную форму. Каждое зерно защищено двумя оболочками: внешняя двух- или трехслойная экзина и

внутренняя — интина. Наружная поверхность экзины обычно бывает гладкой, реже скульптированной. В исключительных случаях экзина сохраняется в ископаемом состоянии. Пыльцевые зерна имеют один, чаще два, изредка до шести воздушных мешков; они возникают за счет разрастания экзины. Иногда воздушные мешки отсутствуют.

Древние примитивные пыльцевые зерна ранних голосеменных еще имели трех- или однолучевую щель разверзания (предпыльца). В дальнейшем щель исчезла. Борозда в пыльце современных голосеменных ориентирована иначе. Это образование новое, не связанное с щелью.

Развитие пыльцы происходит в специальных вместилищах (пыльниках). Пыльники расположены на специализированных побегах, иногда образуя микростробилы, и группируются также разнообразно, как и семязачатки, преимущественно в виде колоска или шишки. В связи с этим стробилы подразделяются на мужские и женские.

У хвойных пыльца попадает на семязачаток, в верхней части которого имеется узкий пыльцевой вход, далее пыльца прорастает в пыльцевую трубку (мужской гаметофит). После оплодотворения яйцеклетки начинается формирование семени. Семена хвойных нередко обладают большим запасом питательных веществ.

Семена примитивных голосеменных представлены двумя основными типами: двусторонне-симметричными и радиально-симметричными. Двусторонне-симметричные семена имели в интегументе два пучка проводящей системы, симметрично расположенных по обе стороны от семени. У таких семян один из внешних покровов (купула) отсутствовал. Двусторонне-симметричные семена характерны для многих ископаемых голосеменных, в том числе для глоссоптериевых, чекановскиевых, кейтониевых и гинкговых.

Радиально-симметричные семена имели в интегументе несколько проводящих пучков, расположенных вокруг семени радиально. Такие семена имели покров — купулу разной степени сложности. В купулах находилось от одного до нескольких десятков семян (см. рис. 60). Радиально-симметричные семена характерны для вымерших лагеностомовых и тригонокарповых (порядок Cycadofilicales), цикадовых и беннеттитовых. Размеры радиально-симметричных семян позднепалеозойских голосеменных могли достигать 11 см в длину и 6 см в ширину.

Последующая эволюция радиально-симметричных семян сопровождалась редукцией проводящих пучков и слиянием купулы и интегумента в единый покров. Предполагают, что так сформировались семена кордаитовых и хвойных. Некоторые подобные

семена приобрели конвергентное сходство с древними первично-двусторонне-симметричными семенами, но в отличие от последних у них имелась купула или ее производные.

В отделе голосеменных выделяют до 5 классов и 20 порядков, с общим числом видов около 600. Число и соотношение классов и порядков дискуссионны, особенно это касается вымерших форм. При выделении порядков учитывают строение листьев, стеблей и органов размножения, для которых в последнее время используют термин «фруктификация». К. Линней писал, что «плодоношение (fructificacio) — временная часть растения, предназначенная для зарождения, завершающая старое, начинающая новое» (1989, с. 55). Он в 1751 г. распространял этот термин только на женские органы размножения. Сейчас понятие «фруктификация» расширено и включает как женские, так и мужские органы размножения (рис. 56, 57).

С.В. Мейен (1987) считает строение фруктификации основным признаком и предлагает выделять три класса и 18 порядков. Ниже кратко охарактеризованы 8 наиболее известных порядков и указана их принадлежность к соответствующим классам (диагнозы классов опущены). Голосеменные существуют с позднего девона, в настоящее время преобладают хвойные.

Три порядка — Cycadofilicales (D_3–J), Bennettitales (T_2–K) и Cycadales (T_2–Q) — относятся к классу Cycadopsida. Они нередко имеют облик, сходный с настоящими папоротниками, хотя размножаются не спорами, а семенами. Детальное изучение органов размножения этих растений, проведенное С.В. Мейеном (1987), привело его к необходимости пересмотра состава и объема порядка Cycadofilicales и разделения его на несколько самостоятельных порядков, два из которых — Lagenostomales и Trigonocarpales — он включил в класс Cycadopsida, а остальные — в класс Ginkgoopsida. В основу предложенных С.В. Мейеном названий порядков положено строение семязачатков Lagenostoma и Trigonocarpus (см. рис. 59). Соглашаясь с приведенными доводами, мы все-таки сочли возможным сохранить единый порядок Cycadofilicales, широко используемый в палеоботанической литературе.

Порядок Cycadofilicales (греч. kykas — пальма; лат. filix — папоротник). Вымершие древесные и травянистые формы, которые имеют папоротниковидный облик, но размножаются с помощью семян, а не спор (рис. 58), поэтому они получили название «семенные папоротники». В ископаемом состоянии чаще всего встречаются отпечатки листьев (рис. 59), значительно реже органы размножения и стволы растений. Искусственная классификация листьев приведена выше при описании настоящих папоротников (см. рис. 55).

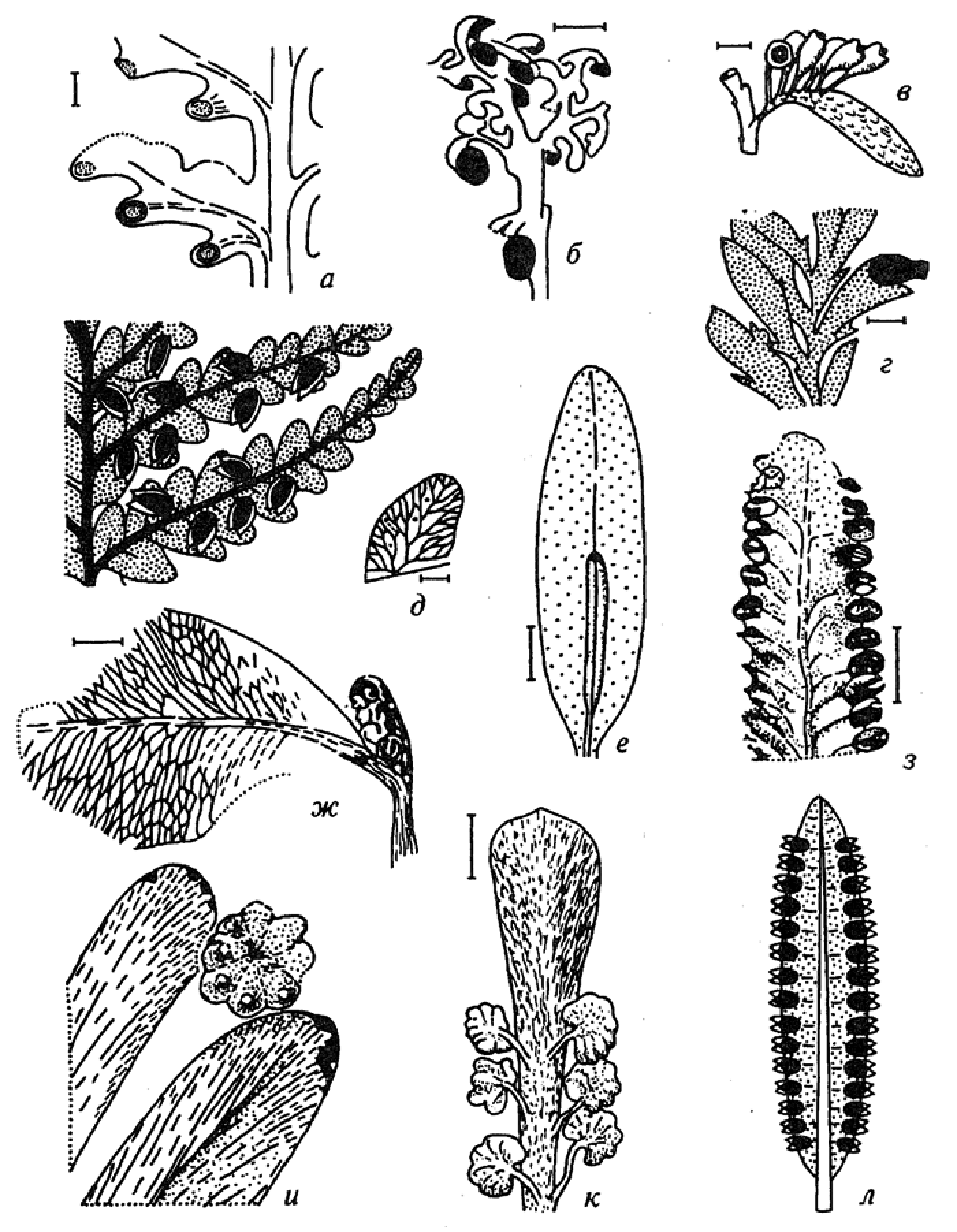


Рис. 56. Разнообразие женских фруктификаций птеридоспермов (вместе с глоссоптеридами) (составлено С.В. Наугольных, по С. В. Мейену, 1987, с дополнениями) *а* — Dicksonites pluckenetii (Schl.) Sterz. (C_3, Западная Европа); *б* — Arberia minasica White (PZ_3, Гондвана); *в* — Denkania indica Sur. et Chandra (PZ_3, Гондвана); *г* — Tinsleya kansana Mamay (P, Северная Америка); *д* — Emplectopteris triangularis Halle, общий вид и жилкование (P, Китай); *е* — Senotheca murulidihensis Ban. (PZ_3, Гондвана); *ж* — Australoglossa walkomii Holmes (PZ_3, Гондвана); *з* — Gigantonomia (=Gigantoclea) fukiensis (Yabe et Oishi) Li et Yao (P, Китай); *и* — Peltaspermum sp. (P_1, Приуралье); *к* — Jambadostrobus pretiosus Chand. et Sur. (PZ_3, Гондвана); *л* — Spermopteris coriacea (Goepp.) Cridl. et Morr. (C_2, Северная Америка). Масштаб линеек: *а* — 1 мм, *б–г*, *е*, *ж*, *к* — 1 см, *д* — 1 мм, *з* — 5 мм

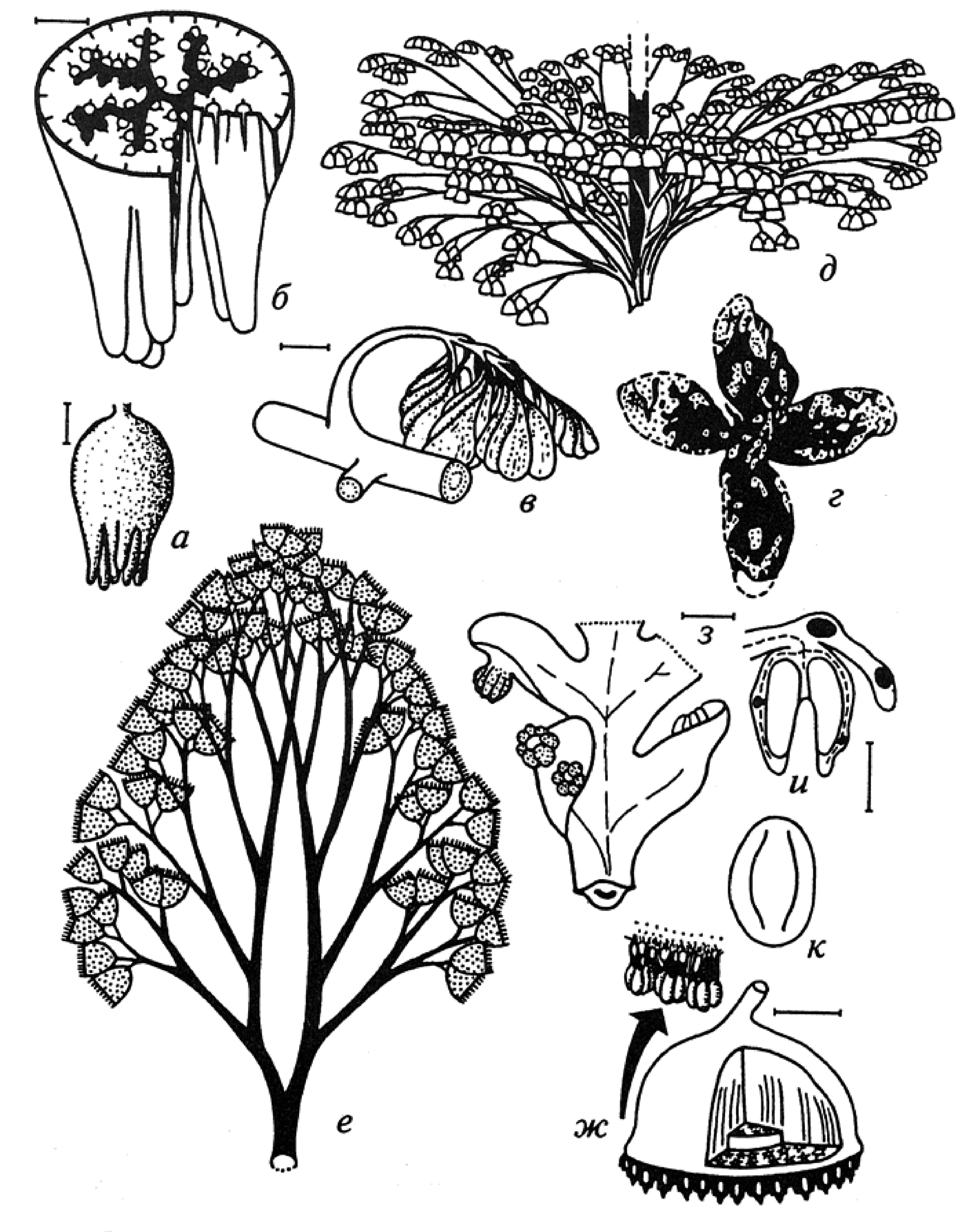


Рис. 57. Разнообразие мужских фруктификаций птеридоспермов (составлено С.В. Наугольных, по С. В. Мейену, 1987, с дополнениями)
а, *б* — Sullitheca dactylifera Stidd et al. (C_2, Северная Америка): *а* — общий вид, *б* — срез нижней части; *в* — Parasporotheca leismanii Den. et Egg. (C_3, Северная Америка); *г* — Permotheca sp. (P_1, Приуралье); *д–ж* — Potoniea sp.: *д–е* — общий вид, *ж* — детали строения (C_2, Еврамерийская область); *з*, *и* — Callandrium (al. Idanothekion) sp.: *з* — общий вид, *и* — продольный разрез (C_{2-3}, Северная Америка); *к* — пыльца Monoletes (C_3, Северная Америка). Масштаб линеек: *а*, *ж* — 2 мм, *б* — 5 мм, *в* — 1 см, *з*, *и* — 1 мм

Рис. 58. Порядок Cycadofilicales (D_3–J)
а — реконструкция внешнего вида семенных папоротниковидных типа рода Medullosa; *б* — листья лагеностомовых (C) сфеноптероидного типа («род» Sphenopteris); *в*–*д* — листья тригонокарповых (C–P) невроптероидного (*в*, *г* — «род» Neuropteris) и алетоптероидного вариантов (*д* — «род» Alethopteris), имеющих стебли типа рода Medullosa (C_2–P)

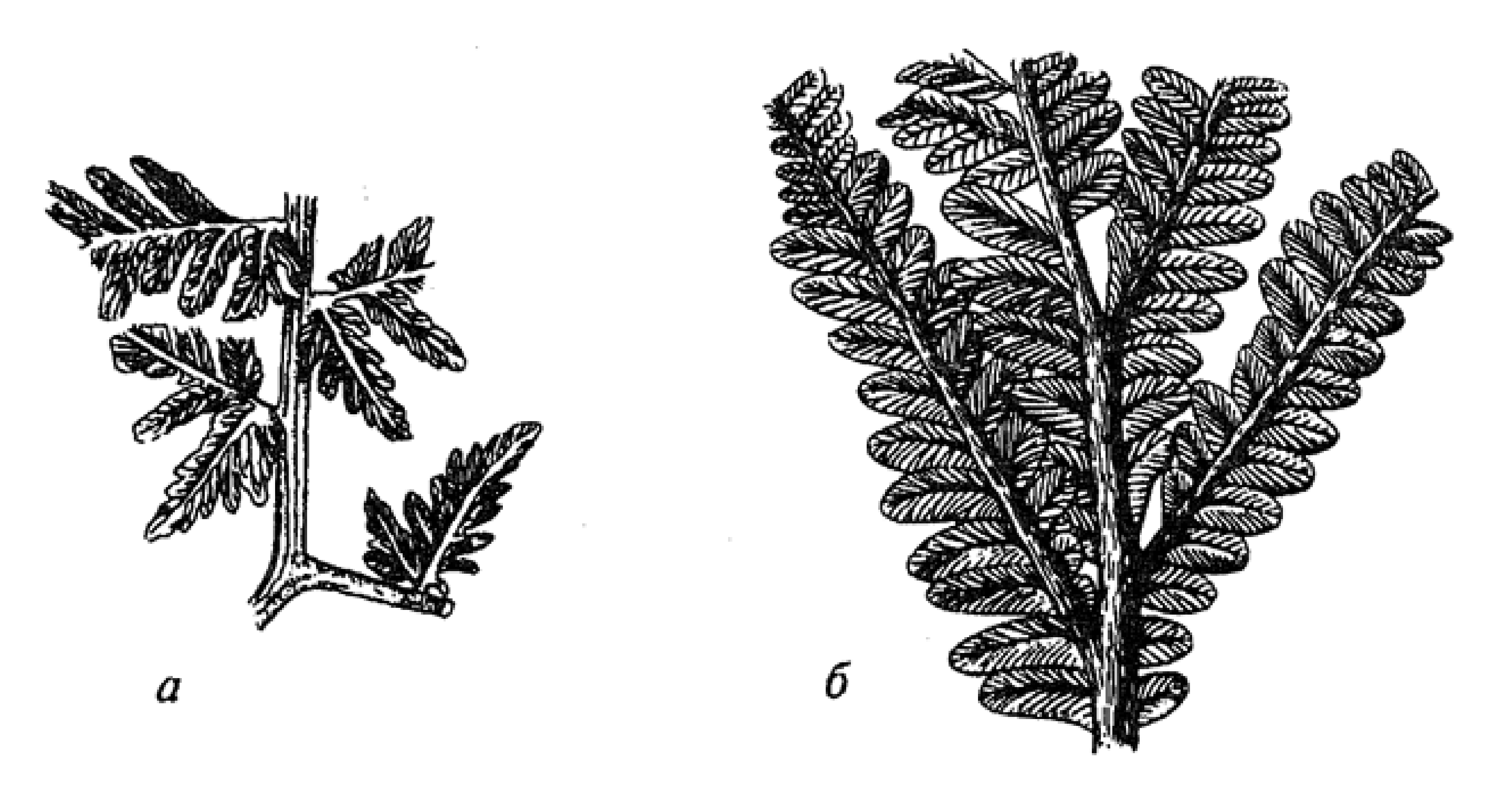


Рис. 59. Порядок Cycadofilicales (D_3–J)
а — Mariopteris (C_2–P); *б* — Autunia (C_3–P)

Семязачатки располагаются непосредственно на неспециализированных листьях (филлоспермах) или на специализированных органах (кладоспермах), которые могут иметь разнообразную форму: кистевидную, грибообразную, в виде замкнутых капсул и т.д. На продольном разрезе семязачаток имеет округленную или удлиненно-овальную форму, окружен защитной оболочкой (интегумент) и нередко погружен в чашечковидное образование (купула). На рис. 60 видно, что купула напоминает основание лесного ореха. Иногда купула и интегумент срастаются вместе, возникшее новообразование называется «внешний интегумент». В стебле «семенных папоротников» обособляются проводящие пучки с вторичной ксилемой, образованной трахеидами с многочисленными порами (эвстела).

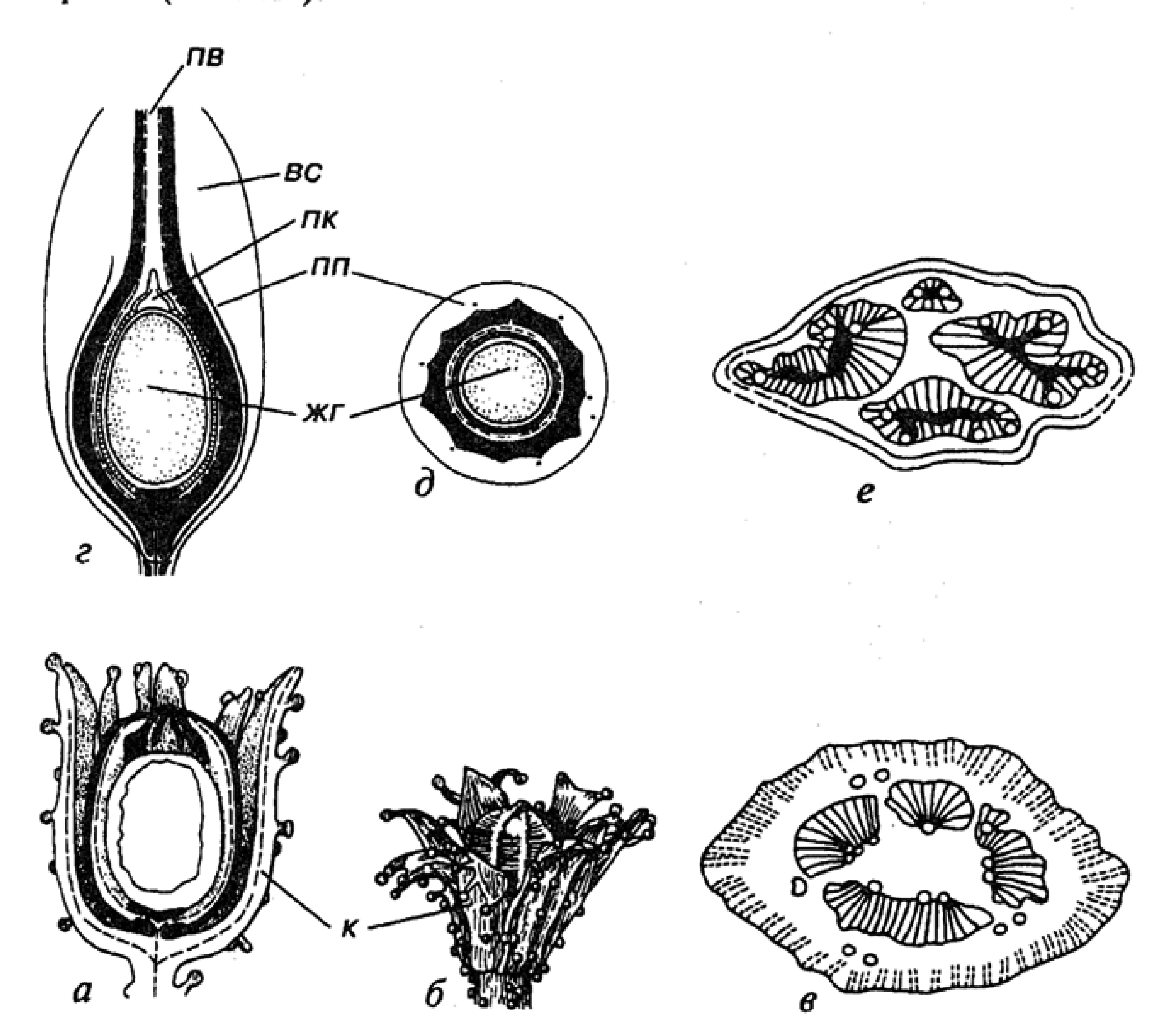


Рис. 60. Порядок Cycadofilicales (D_3–J)

а–в — лагеностомовые (C): *а*, *б* — Lagenostoma (C_2), продольный разрез (*а*) и реконструкция (*б*) общего вида радиально-симметричного семени, *в* — Lyginopteris (C_2), поперечное сечение стебля; *г–е* — тригонокарповые (C–P): *г*, *д* — продольный (*г*) и поперечный (*д*) срезы радиально-симметричного семени, *е* — Medullosa (C_2–P), поперечное сечение стебля. вс — внешний мясистый слой, жг — женский гаметофит, заключенный в оболочку мегаспоры, к — купула, пв — пыльцевой вход, пк — пыльцевая камера, пп — проводящий пучок

Порядок Cycadofilicales возник на рубеже девона и карбона от папоротниковидных, был широко распространен в карбоне и перми и вымер в юре.

Порядок Bennettitales (Дж. Беннетт — английский ботаник). Небольшая группа вымерших голосеменных, напоминающая по внешнему облику пальмы и папоротники. Они имели высокий колоннообразный либо низкий расширенный стебель с кроной крупных перистых листьев (рис. 61). Стволы беннеттитовых подобны таковым у цикадовых, но типы строения стробилов различны. Семена беннеттитовых из-за незначительного развития питательной ткани были довольно мелкими. Стробилы однополые и, возможно, обоеполые.

Листья бывают цельные или в различной степени надрезанные. Цельные листья имеют удлиненно-овальную форму, чаще они правильно или неправильно рассеченные, иногда правильно

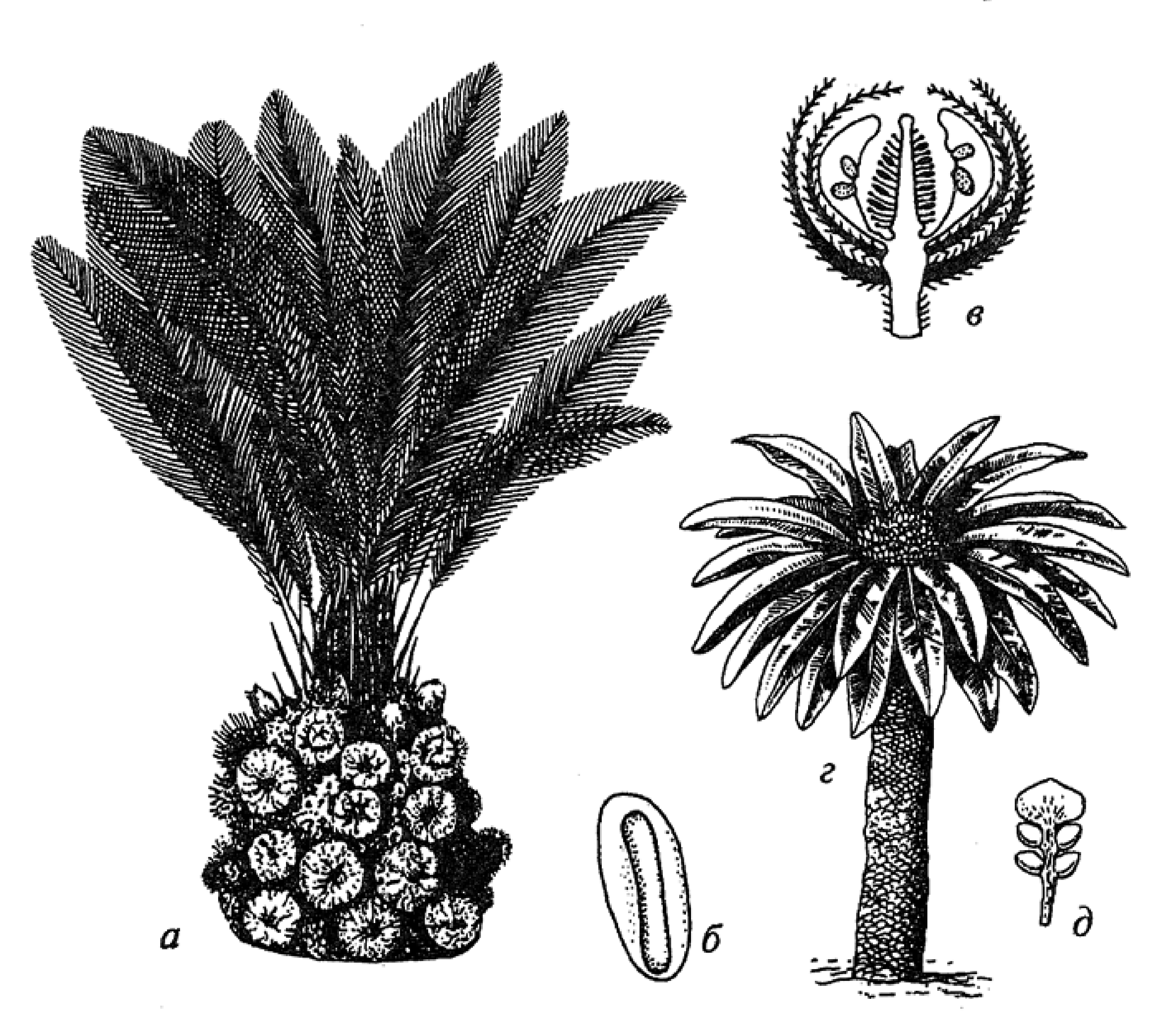


Рис. 61. Порядок Bennettitales (T_2–K)
а, б — Cycadoidea (J–K): *а* — реконструкция внешнего вида, *б* — пыльцевое зерно; *в* — Williamsoniella (J), реконструкция обоеполого стробила; *г* — реконструкция ископаемого дерева с листьями типа Bjuvia (T_3); *д* — мегаспорофилл с четырьмя семязачатками (Palaeocycas, T_3)

сегментированные (роды Nilssoniopteris, Pterophyllum, Ptylophyllum, Zamites; рис. 62). Листья беннеттитовых по форме не отличаются от таковых порядка цикадовых и от листьев некоторых папоротниковидных (например, Nilssonia, Taeniopteris и др.). Различие в первую очередь сводится к строению эпидермиса и устьиц. Устьица беннеттитовых с каждой стороны замыкающих клеток имели по одной побочной клетке. В результате возникал характерный рисунок «рамки-бабочки» (см. рис. 62, *г*).

Беннеттитовые существовали со среднего триаса до мела.

Порядок Cycadales (греч. kykas — пальма) объединяет растения, похожие, как и беннеттитовые, на папоротники и пальмы. Внешнее сходство с пальмами дало название этому порядку, хотя сами пальмы являются покрытосеменными. Папоротниковидный облик имеют цикадовые с коротким расширенным стволом, погруженным или полупогруженным в почву. В стволе преобладает кора, что свидетельствует о тропическом климате. У другой группы ствол прямой, достигающий в исключительных случаях 15–20 м в высоту, вместе с тем встречаются и очень мелкие формы, не превышающие 3 см. Листья от цельных до различно рассеченных

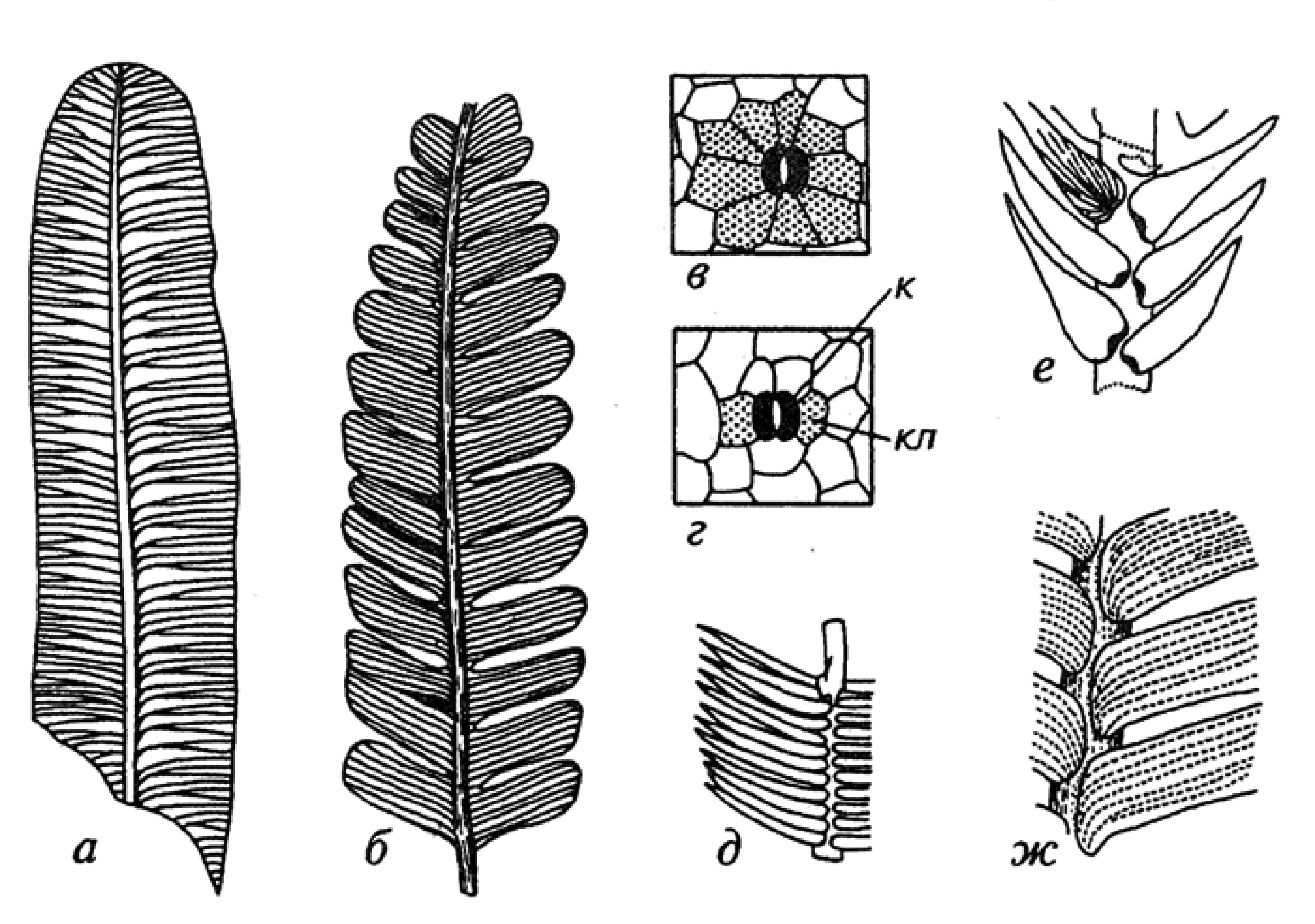


Рис. 62. Порядки Cycadales (T_2–Q) и Bennettitales (T_2–K)
а–в —листья Cycadales (T_2–Q): *а* — лист типа Taeniopteris (C_3–K_1), *б* — Nilssonia (T–K), *в* — схема строения устьица цикадовых; *г–ж* — листья Bennettitales (T_2–K): *г* — схема строения устьица беннеттитовых, *д* — Pterophyllum (T_2–K), *е* — Zamites (T_2–K_1), *ж* — Ptylophyllum (T_3–K_1). к, кл — замыкающие (к) и окаймляющие побочные (кл) клетки

(Taeniopteris, Nilssonia). В отличие от беннеттитовых у цикадовых вокруг устьиц было несколько побочных клеток, образующих характерный рисунок «рамки-цветка» (см. рис. 62, *в*). Стробилы цикадовых имели разнообразное строение.

До недавнего времени считалось, что цикадовые появились в середине триаса, сейчас имеются данные о их существовании в поздней перми. Расцвет цикадовых приходится на юрский период, в настоящее время произрастают в тропических и субтропических областях.

Три порядка — Glossopteridales (C–T), Ginkgoales (P–Q) и Czekanowskiales (T_3–K) — относятся к классу Ginkgoopsida.

Порядок Glossopteridales (греч. glossa — язык; pteron — крыло), или Arberiales (по С.В. Мейену), представлен вымершими невысокими древовидными и кустарниковыми растениями. Для глоссоптериевых характерны крупные вытянутые языковидные листья с сетчатым жилкованием (рис. 63). У одних форм присутствует средняя жилка (род Glossopteris), а у других она отсутствует (род Gangamopteris). Встречались также ланцетовидные, стреловидные, иглоподобные, реже перистые листья. Листья располагались на концах ветвей или на укороченном стволе. Семязачатки группировались в разнообразные совокупности, в том числе в виде неправильно ветвящихся колосков.

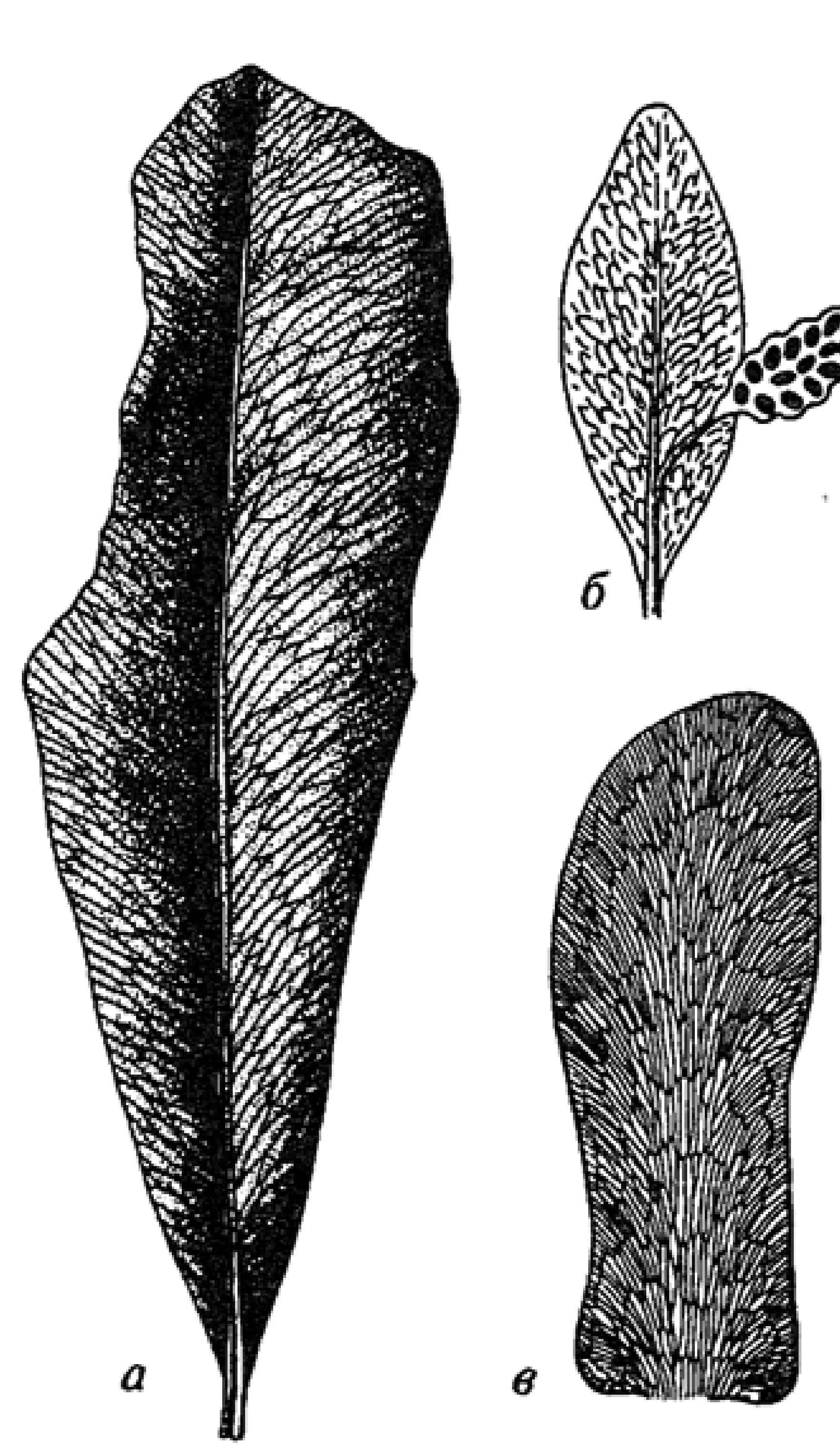


Рис. 63. Порядок Glossopteridales (C–T)
а — Glossopteris (C–T_1); *б* — лист типа Glossopteris, несущий отросток с семенами Ottokaria (P); *в* — Gangamopteris (C–P)

Глоссоптериевые образуют основной компонент позднепалеозойской глоссоптериевой флоры Гондваны. Эта специализированная группа голосеменных, по-видимому, не давшая потомков. Карбон–триас.

Порядок Ginkgoales (японск. Ginkgo — серебряный абрикос), или гинкговые, объединяет вымирающих голосеменных, представленных листопадными деревьями высотой до 40 м. До настоящего времени в Китае сохранился один род и один вид — Ginkgo biloba L., культивируемый в Азии

и на других континентах (рис. 64). Листья этого вида веерообразные двулопастные, с параллельно-дихотомическим жилкованием, расположенные пучками на укороченных побегах. Листья других родов цельные ланцетовидные или дихотомически расчлененные, но всегда с параллельно-дихотомическим жилкованием (род Baiera). У основания листьев Ginkgo biloba L. находятся мегастробилы с двумя ягодоподобными семязачатками или колосовидные совокупности пыльников. Проводящий пучок типа эвстела. Окаймленные поры трахеид редкие, расположены в один или два ряда, что характерно и для хвойных. Видимо, это сходство конвергентное.

Гинкговые преимущественно бореальные растения (пикноксилические: с преобладанием ксилемы над корой), реже тропические и нотальные. Пермь — современность, расцвет — юра — ранний мел.

Порядок Czekanowskiales (А.Л. Чекановский — исследователь Восточной Сибири), или Leptostrobales (по С.В. Мейену), объеди-

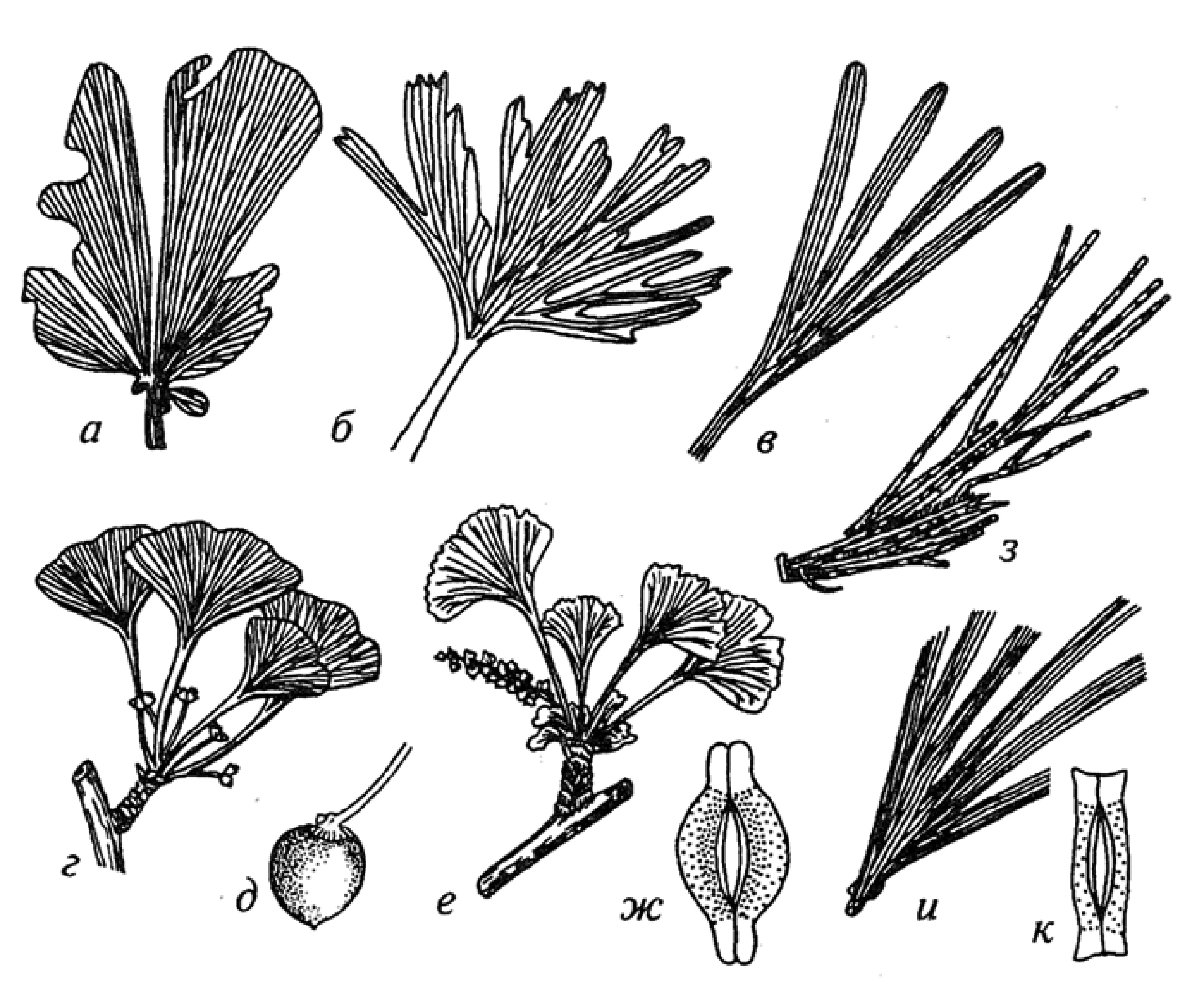


Рис. 64. Порядки Ginkgoales (P–Q) и Czekanowskiales (T_3–K)
а — Rhipidopsis (P, T_1?); *б* — Baiera (P?, T–K); *в* — Sphenobaiera (P_2–K); *г–е* — Ginkgo (J–Q): *г* — побег с листьями и мегастробилами, *д* — семя, *е* — побег с листьями и микростробилами; *ж* — устьице Baiera и Ginkgo; *з* — Czekanowskia (T_3–K); *и* — Phaenicopsis (T_3–K); *к* — устьице Czekanowskia и Phaenicopsis (*ж, к* — Проблемы палеоботаники, 1986)

няет вымершие мезозойские древесные растения. Листья чекановскиевых отходили от укороченного побега. Каждый лист повторно дихотомически рассечен на узкие доли, имеющие лентовидный облик и собранные в виде пучка. Жилкование параллельное, иногда дихотомически-вильчатое. Число жилок от одной до десятка (см. рис. 64).

Чекановскиевые, вероятно, произошли от гинкговых. Они обитали преимущественно в условиях влажного и теплого климата и были широко распространены в южной части бореального пояса юры и раннего мела Сибирско-Канадской области. Поздний триас — мел.

Порядки Cordaitales ($C-T_1$) и Coniferales (C–Q) относятся к классу Pinopsida.

Порядок Cordaitales (А. Корда — чешский ботаник), или Cordaitanthales (по С.В. Мейену), объединяет вымершие позднепалеозойские, видимо, только древесные растения, поперечник ствола которых мог достигать 1 м, а высота 30 м (рис. 65). Форма листьев кордаитовых от языковидной и округло-эллиптической до ланцетовидной. Жилкование веерное, параллельное и дихотомически-вильчатое. Наиболее известен род Cordaites, установленный по листьям ланцетовидной формы с веерно-дихотомическим жилкованием, но неизвестного эпидермального строения. Такой тип листьев широко встречается у разных родов и семейств, отличающихся строением эпидермы, стволов и органов размножения. У рода Rufloria, имеющего кордаитовый тип листьев, эпидерма несет устьица, расположенные на нижней стороне листа между жилками (рис. 66).

Мега- и микростробилы собраны в специализированные удлиненные побеги. Число семязачатков в мегастробилах колебалось от одного до нескольких. Пыльцевые зерна с одним шарообразным или кольцевым воздушным мешком.

Основную часть ствола составляли ксилема и сердцевина (пикноксилический тип). В жарком климате при быстром росте растения в высоту (Cordaites) клетки ксилемы (трахеиды) опережали рост клеток, слагающих сердцевину; в сердцевине возникали поперечные линзовидные полости. Сохранившиеся внутренние ядра сердцевины такого типа относятся к формальному роду Artisia (см. рис. 65). В умеренном климате артизии не возникали.

Достаточно надежно установлено, что кордаитовые являются предками хвойных. Для обоих порядков характерно мощное развитие ксилемы (древесины), в строении которой основная роль приходится на долю трахеид с окаймленными порами. Иногда кордаитовые рассматриваются в составе хвойных. Достоверные кордаитовые были обитателями умеренного и тропического

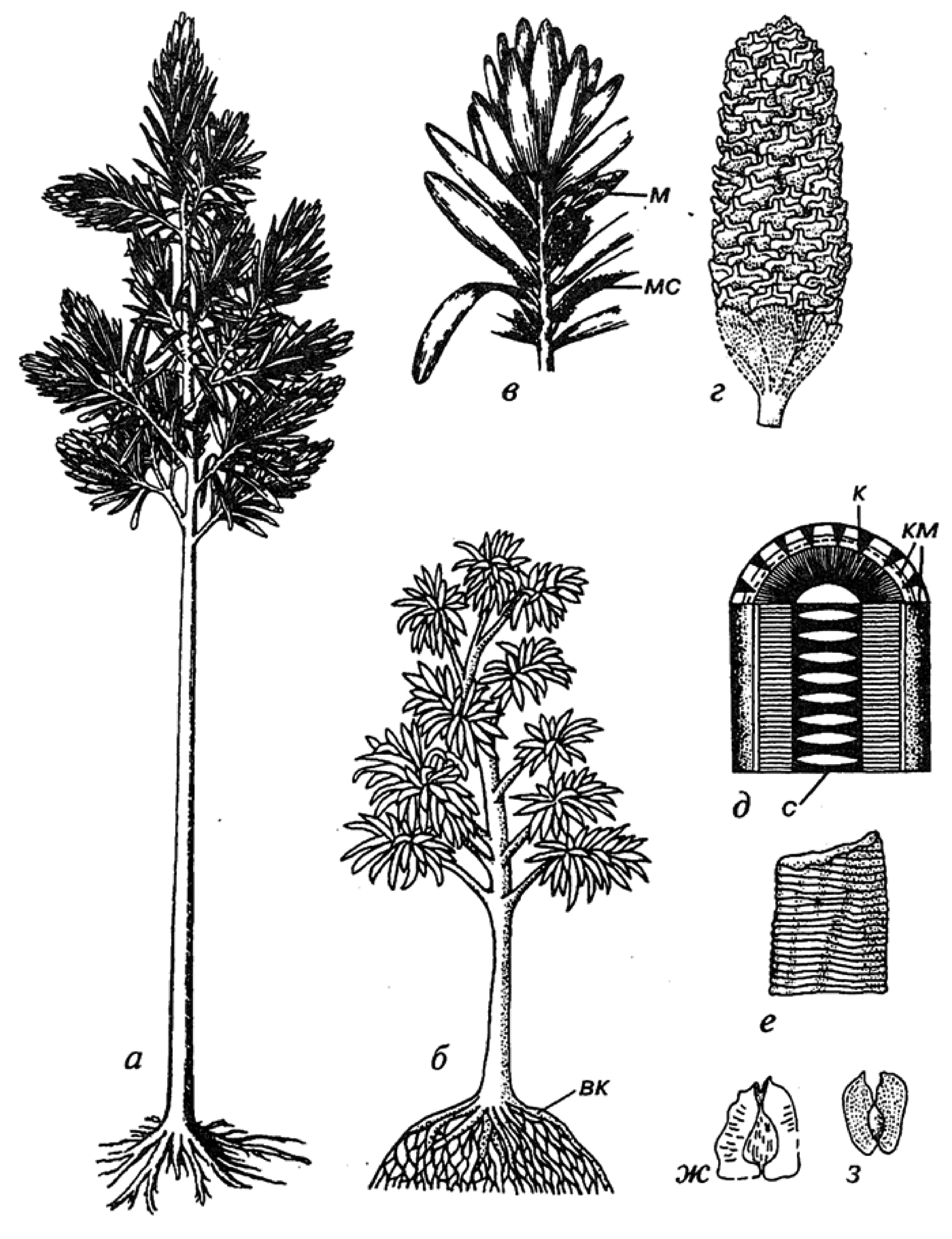


Рис. 65. Порядок Cordaitales (C–T_1)

а, б — реконструкции высокоствольного и низкоствольного деревьев; *в* — реконструкция ветки с листьями и обоеполыми стробилами; *г* — Bardocarpus (P), стробил — «шишка»; *д* — блок-диаграмма строения ствола; *е* — Artisia (C–P), окаменевшее ядро сердцевины; *ж, з* — Samaropsis (C–P), семена. вк — воздушная часть корней, к — древесина, км — камбий, флоэма и кора, м — мегастробил, мс — микростробил, с — сердцевина

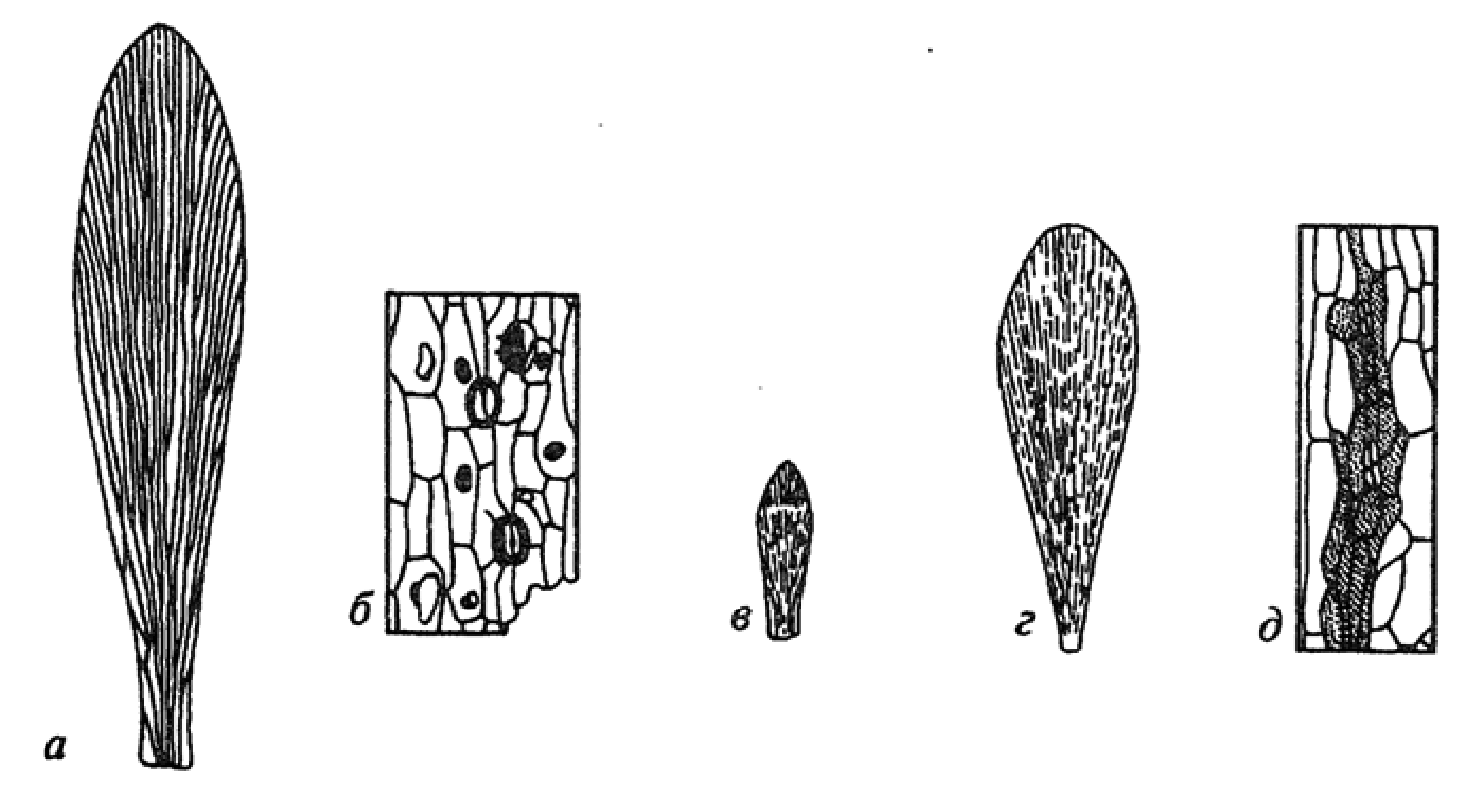


Рис. 66. Порядок Cordaitales (C–T_1)
а — Cordaites (C–P), лист; *б* — Sparsistomites (P), незакономерное расположение устьиц; *в–д* — Rufloria (C_2–P): *в*, *г* — листья, *д* — закономерное расположение устьиц в желобках

климата. Среди кордаитовых кроме высокоствольных деревьев известны и низкоствольные (низкорослые) с воздушными корнями, что характерно для мангровых зарослей. В позднем палеозое они участвовали в углеобразовании. Карбон — ранний триас.

Порядок Coniferales (греч. conifer — несущий шишки), или Pinales (по С.В. Мейену). В составе хвойных насчитывают до 560 видов, которые представлены преимущественно высокими (до 110 м) и долгоживущими (до 4–6 тысяч лет) деревьями, иногда кустарниками. Это вечнозеленые растения, но встречаются и листопадные. У некоторых форм полностью опадают ветки. Листья, как правило, игловидные (хвоя), реже ланцето- и чешуевидные, расположенные одинарно или пучками на укороченных побегах (рис. 67). Жилкование параллельное или параллельно-дихотомическое, число жилок от одной до множества.

Пыльца образуется в микроспорангиях (пыльниках). Пыльцевые зерна с одним–тремя воздушными мешками (рис. 68). Семена созревают на материнском растении в женских шишках или ягодоподобных образованиях. Проводящая система типа эвстелы. Трахеиды с окаймленными порами. В удлиненных полостях — смоляных ходах (= секреторных каналах) обычно накапливается смола. В меловых и палеогеновых отложениях известны массовые захоронения ископаемой смолы (янтарь). В янтаре были обнаружены не только насекомые, но и низшие грибы, лишайники, споры и пыльца. В стволе хвойных основное место занимает древесина, а подчиненное — кора. Стволы такого типа называют

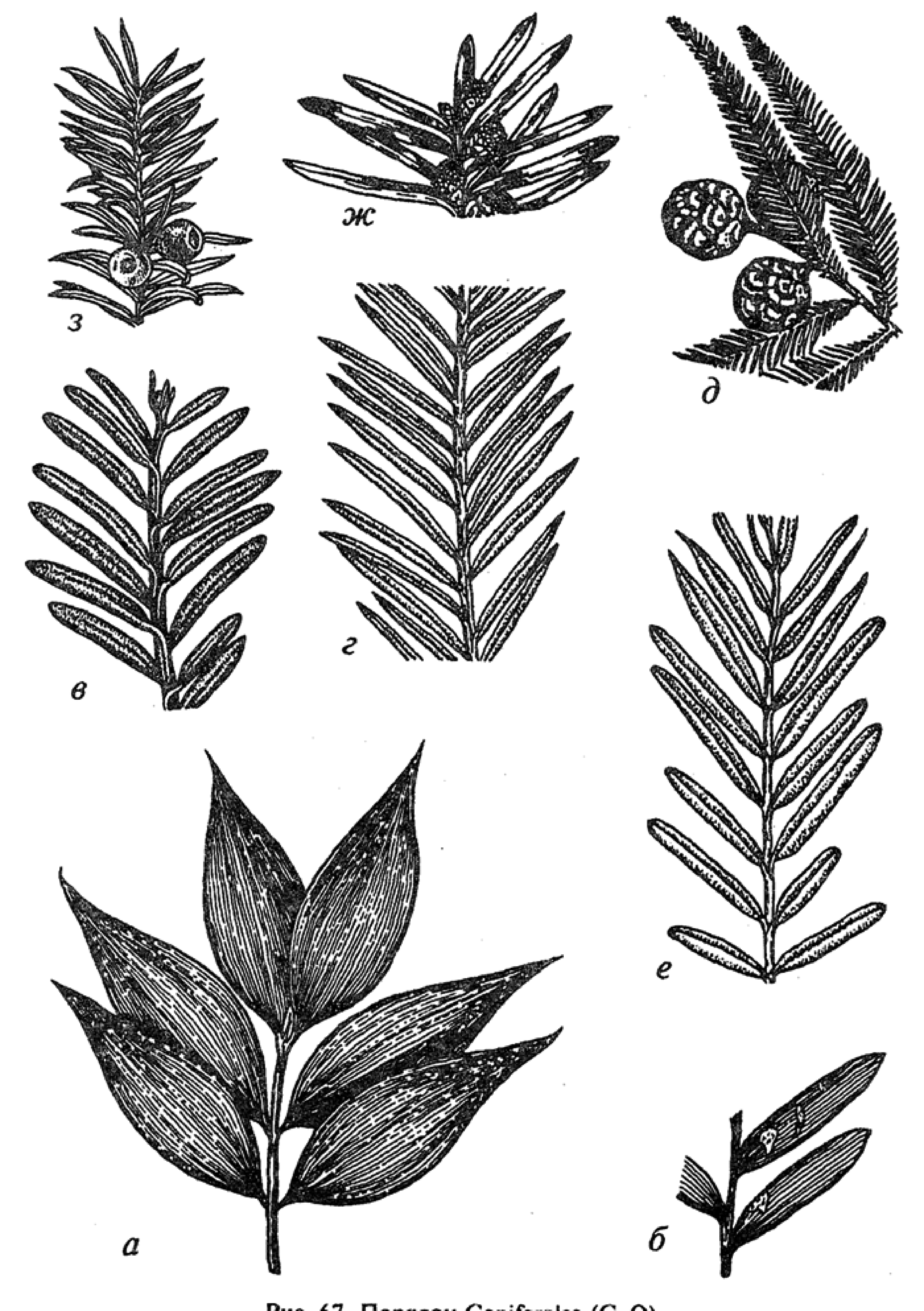


Рис. 67. Порядок Coniferales (C–Q)

а — Podocarpus (P–Q); *б* — Podozamites (T–K); *в* — Sequoia (K–Q); *г*, *д* — Taxodium (K_2–Q): *г* — фрагмент веточки, *д* — ветвь с веточками и женскими шишками; *е* — Metasequoia (K_2?, ₽–Q); *ж*, *з* — Taxus (K_2–Q): *ж* — веточка с микростробилами, *з* — веточка с ягодоподобными семенами

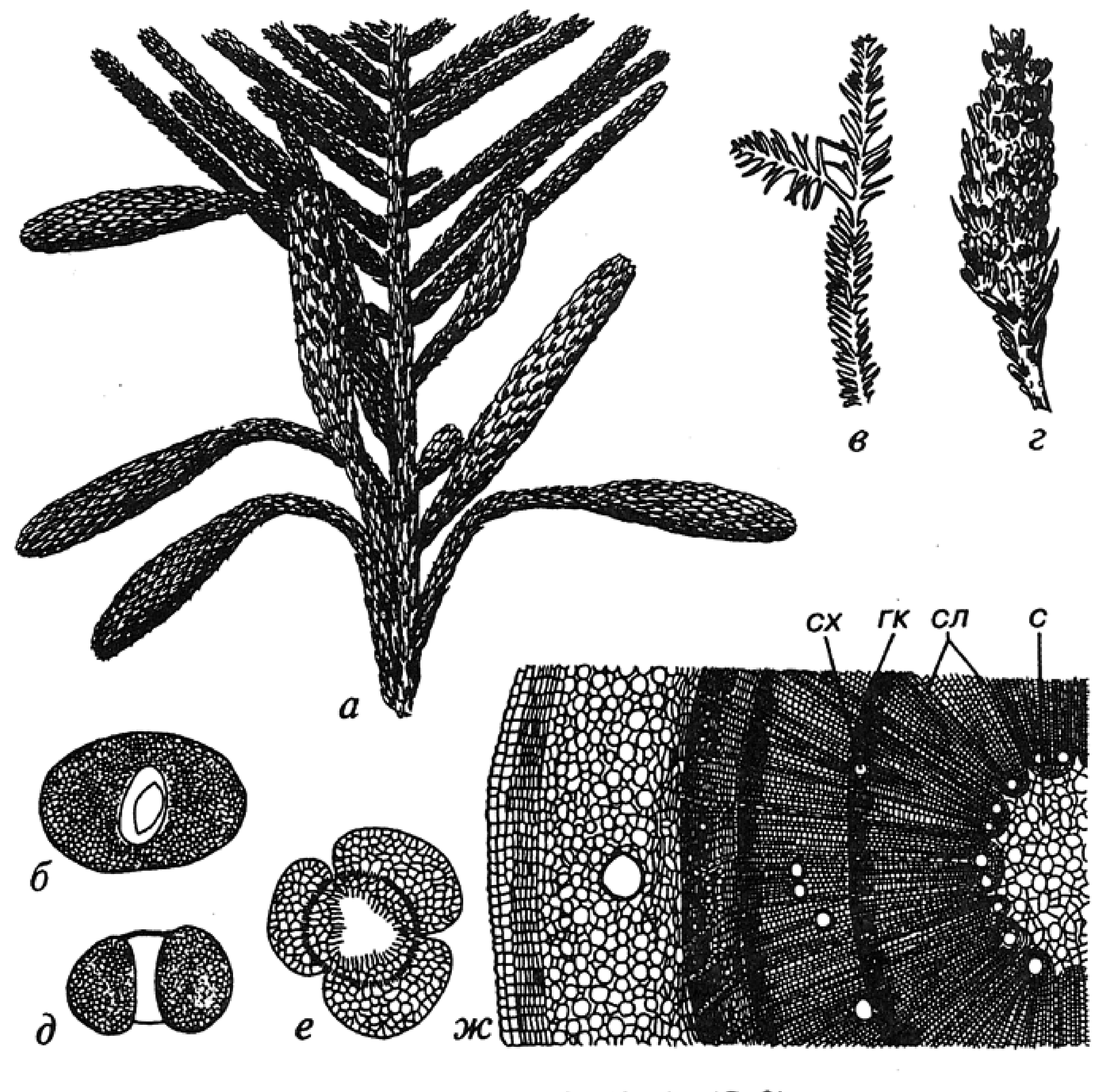


Рис. 68. Порядок Coniferales (C–Q)

а, *б* — Walchia (C_2–P_1): *а* — ветвь с женскими и мужскими шишками, *б* — одномешковое пыльцевое зерно; *в*, *г* — Voltzia (C–T): *в* — разнолистный побег, *г* — женская шишка; *д* — Ullmannia (C_3–P), двухмешковое пыльцевое зерно; *е* — Podocarpus (P–Q), трехмешковое пыльцевое зерно; *ж* — поперечный разрез ствола сосны. гк — граница между годичными кольцами, с — сердцевина, сл — сердцевинные лучи, сх — смоляные ходы

пикноксилическими (греч. pyknos — плотный; xylon — древесина, срубленное дерево).

Современные хвойные обитают преимущественно в умеренном климате (бореальный и нотальный пояса), доходя до Полярного круга, но они весьма разнообразны и в тропиках. Хвойные скорее всего произошли от кордаитовых. Ископаемые хвойные представлены как макроостатками (в основном листья), так и микроостатками (пыльца). Пыльцевые комплексы дают возможность детального расчленения отложений, а находки листьев, кроме того, важны для палеобиогеографических построений. Карбон — современность, расцвет в юре.

ОТДЕЛ МАГНОЛИОФИТЫ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. DIVISIO MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

(Magnolia — родовое название; греч. angeion — сосуд; sperma — семя)

Этот отдел включает более высокоорганизованные семенные растения, чем голосеменные. Для них характерно наличие цветка (цветковые), плода (покрытосеменные) и сосудов (сосудистые). Перечисленные признаки были положены в основу нескольких независимо предложенных названий: Anthophyta, Magnoliophyta, Angiospermae. В современной флоре цветковые составляют подавляющее большинство, встречаясь на всех широтах в самых разнообразных условиях; имеются и вторично-водные формы. Это листопадные или вечнозеленые травы, кустарники, лианы и деревья высотой до 50 м.

Чрезвычайно разнообразны форма листьев (от пластин до колючек), их жилкование, расположение на стеблях и строение устьиц. По расположению главной жилки и жилок второго порядка (они выделяются наиболее четко) различают перистое, пальчатое, дуговидное, параллельное и веерное жилкование. Между жилками имеются поперечные соединительные перемычки — анастомозы, наличие которых чрезвычайно характерно для цветковых (сетчатое жилкование).

Цветковые по сравнению с пинофитами и другими отделами высших растений имеют следующие особенности.

1. Цветок с плодолистиками и завязью. Цветок — сложная структура, состоящая из околоцветника (зеленые чашелистики и окрашенные лепестки), тычинок (микроспорофиллы) и плодолистиков. Срастание плодолистиков приводит к образованию завязи (рис. 69). В завязи находится семяпочка, дающая женский гаметофит (зародышевый мешок); в последнем возникают яйцеклетка и дополнительные клетки, группирующиеся в центре и у концов зародышевого мешка.

2. Двойное оплодотворение: на рыльце попадает пыльца, она прорастает в пыльцевую трубку с появлением двух сперматозоидов (мужской гаметофит). Один из сперматозоидов оплодотворяет яйцеклетку, а второй сливается с одной из дополнительных клеток, что и определяет сущность двойного оплодотворения. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало зародышу, а оплодотворенное центральное ядро зародышевого мешка — питательную ткань — эндосперм. Так образуется семя. Из завязи в конечном итоге формируется плод, выполняющий функцию защиты и нередко способствующий распространению семян. Семена имеют запас питательных веществ, и первичный момент их прорастания

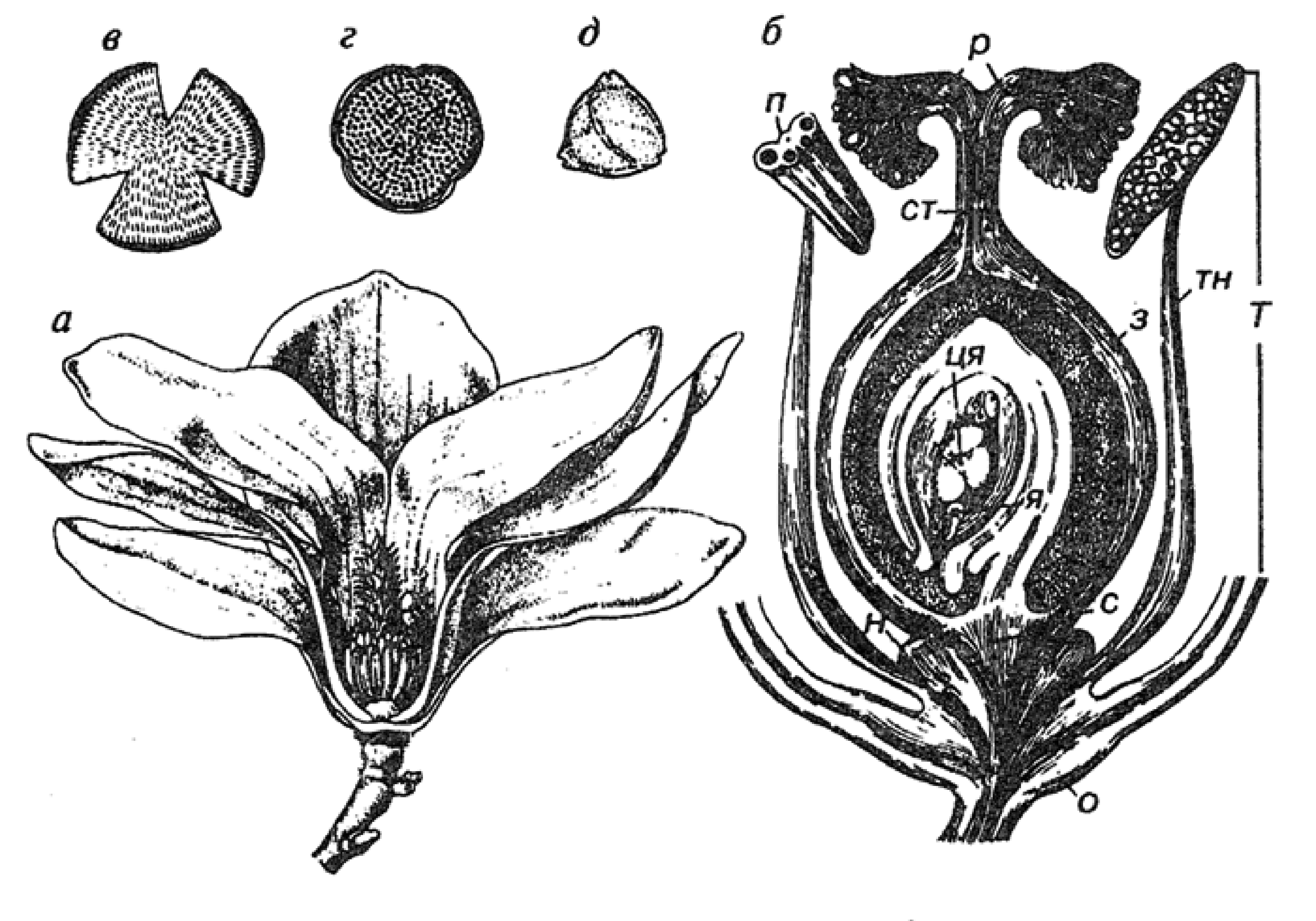


Рис. 69. Отдел Magnoliophyta (K–Q)
а — Magnolia, цветок; *б* — схема строения цветка в продольном разрезе; *в–д* — пыльца клена, дуба и платикарии. з — завязь, н —нектарник, о — околоцветник, п — пыльник с пыльцевыми зернами, р — рыльце, с — семяножка, ст — столбик, т — тычинка, тн — тычиночная нить, ця — центральное ядро зародышевого мешка, я — яйцеклетка

происходит в более благоприятной обстановке, чем у голосеменных. Семя дает начало новому растению, т.е. вновь возникает спорофит. Гаметофит как самостоятельное растение не существует и погружен в недра спорофита.

3. Строение стебля. Ксилема состоит преимущественно из сосудов, а не из трахеид, поэтому цветковые растения называют сосудистыми.

Эволюция цветковых растений тесно связана с насекомыми, играющими важнейшую роль в опылении. Наблюдаются определенные совокупности растений и насекомых, существующие и развивающиеся только совместно (коэволюция).

Покрытосеменные, видимо, являются потомками беннеттитовых, в настоящее время известно около 235 000 видов, которые относятся к двум классам: двудольные и однодольные. В названии классов отражен основной признак: число семядолей в зародыше. Мел — современность; более древними считаются двудольные, от которых произошли однодольные. Покрытосеменные принимают участие в образовании торфяников и бурых углей.

Класс Двудольные. Classis Dicotyledones

(греч. di, dis — два, дважды; kotyledon — впадина, полость)

Класс двудольных включает около 170 000 видов, что составляет около 75% всех цветковых. Это разнообразные травы, кустарники, лианы и деревья. Общим для всех является наличие двух семядолей, четырех- или пятичленный цветок (пять чашелистиков, пять лепестков, пять тычинок), листья в подавляющем большинстве случаев с сетчатым жилкованием.

Листья двудольных простые или сложные. Простые листья состоят из одной пластинки, а сложные из нескольких, расположенных перисто или веерно вдоль общей оси (рис. 70). Простые

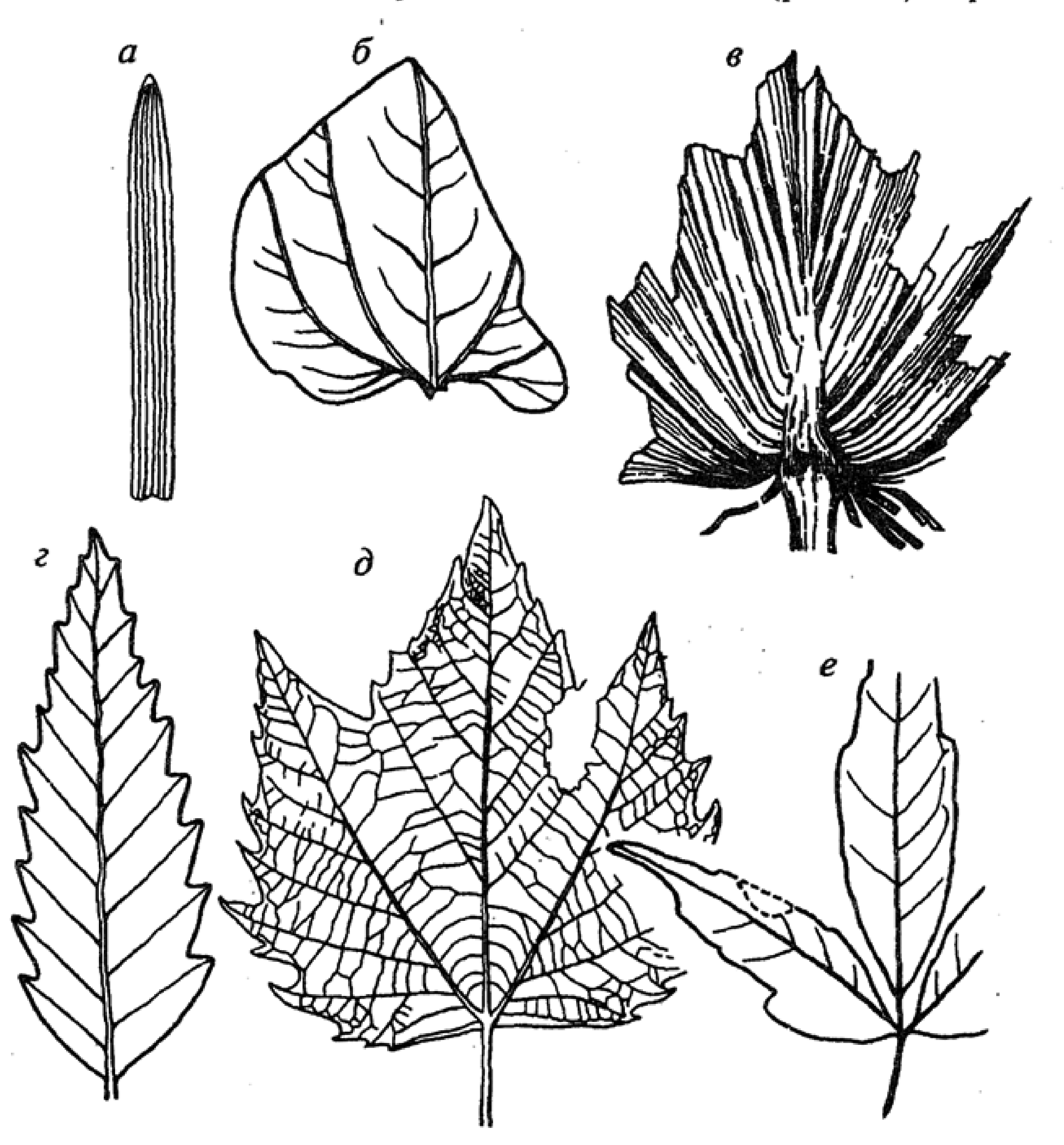


Рис. 70. Отдел Magnoliophyta (K–Q)

а–в — листья однодольных: *а* — злаковые, лист с параллельным жилкованием, *б* — Smilax (K_2–Q), лист с дугонервным жилкованием, *в* — Sabal (₽), лист с веерным жилкованием; *г–е* — листья двудольных: *г* — Quercus (K_2–Q), *д* — Platanus (K–Q), *е* — Rhus (K_2–Q)

листья встречаются как у травянистых растений, так и у деревьев. Сложные листья характерны для деревьев и в меньшей степени для трав. Жилкование сетчатое с хорошо выраженными анастомозами; в основном перистое, пальчатое, веерное с жилками нескольких порядков, реже — параллельное, дуговидное. Для классификации листьев, особенно ископаемых, чрезвычайно важен тип жилкования.

Мел — современность.

Класс Однодольные. Classis Monocotyledones

(греч. monos — один; kotyledon — впадина, полость)

Однодольные насчитывают 65 000 видов, т.е. по численности резко уступают двудольным. Они представлены преимущественно травянистыми растениями (злаки, водные и болотные формы), редко кустарниковыми и древовидными растениями (пальмы). Общим для всех является наличие у зародыша одной семядоли, цветок, как правило, трехчленный. Форма листьев вытянутая, кинжалоподобная, лентовидная (лилии, злаки, водные растения), реже стреловидная, эллиптическая (ландыш), перистая либо веерная (пальмы). Жилкование преимущественно параллельное, дуговидное, веерное, реже сетчатое, обычно со слабо выраженными анастомозами (см. рис. 70).

Мел — современность.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ И ПОРОДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ РАСТЕНИЙ

Единичные, несколько сомнительные находки растительного происхождения известны начиная с раннего рифея (1700 млн лет); с венда (670 млн лет) можно уверенно говорить о существовании водорослей, хотя достоверные находки зеленых и красных водорослей известны с кембрия.

Родственные связи и история развития подцарства низших растений дискуссионны. Освоение растениями суши стало возможно благодаря тому, что предки наземных растений достигли определенного морфофизиологического уровня, позволяющего существовать в наземных условиях, сначала в переходной зоне — литорали и на побережьях, а затем и на обширных пространствах континентов. Развитие высших растений шло по пути становления тканей и органов. К сожалению, по ранним этапам освоения суши имеется скудный и неоднозначный геологический материал. Скорее всего предки большинства современных наземных

растений возникли в силуре. В докембрии и раннем палеозое влагоемкие пространства суши, возможно, уже были освоены моховидными.

Долгое время полагали, что предками первых высших наземных растений — риниофитов — были бурые водоросли, в настоящее время предпочтение отдают зеленым водорослям.

Риниофиты (S–D) были представлены травянистыми, преимущественно полуводными, реже наземными растениями. Нижняя часть стебля находилась в воде, а верхняя — возвышалась над водой. Риниофиты появились в первой половине силура и заселили побережья окружающих морей и океанов, лагуны, а позднее долины рек и болотистые низины (рис. 71). Их расцвет приурочен к раннему-среднему девону. Риниофиты, возможно, принимали участие в формировании девонских горючих сланцев и углей.

Плауновидные (S_2?, D–Q) в девоне, а возможно, в позднем силуре, возникли от риниофитов. Первые плауновидные — небольшие растения, а в карбоне и перми — в основном высокие деревья. Многие древесные плауновидные имели воздухоносные полости, что свидетельствует о произрастании в манграх — влажных тропических лесах, расположенных вдоль побережья морских бассейнов. Наибольший расцвет плауновидных приурочен к карбону, когда они являлись основными углеобразователями.

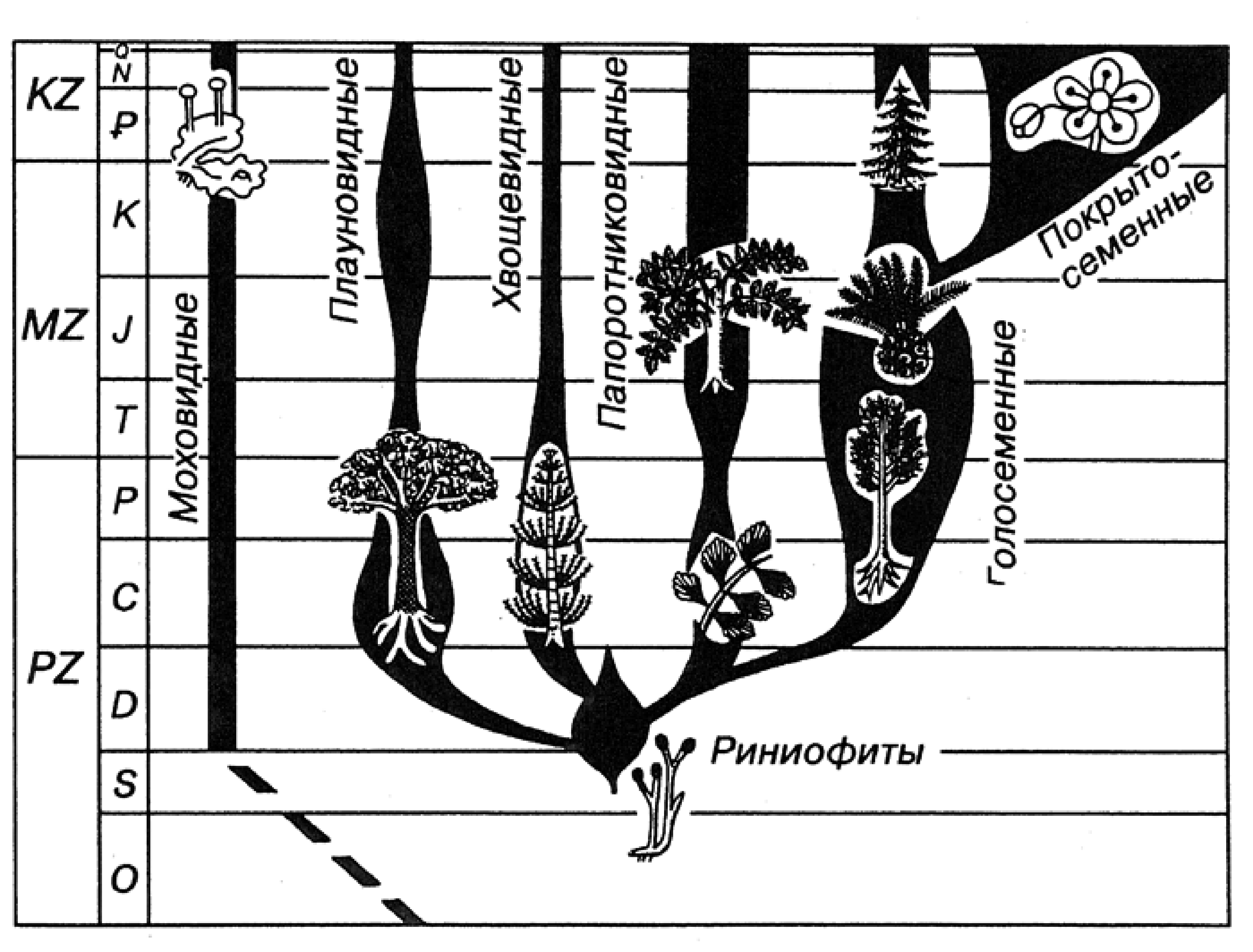


Рис. 71. Родословное древо высших растений

Папоротниковидные (D_2–Q) произошли от риниофитов в среднем девоне; в карбоне и юре они дважды испытали расцвет. Помимо травянистых форм они представлены древесными растениями и лианами, имеющими настоящие листья, корни и довольно сложные спорангии. Папоротниковидные наряду с голосеменными были основными углеобразователями юрского времени.

Хвощевидные (D_3–Q) произошли от риниофитов в позднем девоне. Они были представлены травами, деревьями и лианами, имеющими членистый стебель, настоящие листья и корни. Наибольшего разнообразия они достигли в карбоне, особенно в зарослях типа мангровых. В карбоне хвощевидные вместе с плауновидными и папоротниковидными были основными углеобразователями.

В конце девона от папоротниковидных возникли пинофиты, или голосеменные (D_3–Q). Они представлены кустарниками, деревьями, лианами, крайне редко травянистыми формами. Начиная с перми число и разнообразие голосеменных резко увеличиваются, достигая максимума в юре. Они основные компоненты углей юрского периода совместно с папоротниковидными.

В раннем мелу появляются цветковые растения (K–Q), вероятно, возникшие от беннеттитовых, но не исключено, что от каких-то других голосеменных. Сначала появились двудольные, а потом и однодольные. Цветковые представлены всеми жизненными формами: травами, кустарниками, полукустарниками, деревьями, лианами. Травяной покров с палеогена и поныне почти целиком составляют цветковые; это в значительной мере относится и к современным лесам, где древесным и кустарниковым цветковым принадлежит ведущая роль, хотя местами они могут уступать хвойным, а также мхам и папоротникам. В неогене цветковые растения участвовали в образовании промышленных угольных пластов (Сахалин).

Чрезвычайно велика роль ископаемых растений для расчленения и корреляции континентальных отложений. Листовая флора и спорово-пыльцевой анализ дают возможность выделять стратиграфические подразделения вплоть до подъярусов и зон. Кроме того, водоросли и высшие растения, обитающие в водной среде, позволяют установить температуру бассейна (холодноводные, тепловодные), его глубину и соленость. Ископаемые наземные растения помогают реконструировать климатические пояса, проводить палеофлористическое районирование суши и т.д.

Породообразующая роль растений значительна, а для образования торфа, горючих сланцев и углей — исключительна. В процессе углеобразования участвовали высшие растения, обитавшие преимущественно во влажных тропиках и создававшие заросли типа мангровых. Наиболее интенсивное углеобразование происходило

в карбоне–перми и юре, в гораздо меньшей степени — в девоне и палеогене. В настоящее время продолжается массовое накопление органического вещества в манграх и болотах различных широт (торфяники). Образование углей в карбоне происходило за счет плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных; в юре — папоротниковидных и пинофитовых; в палеогене — папоротниковидных, пинофитовых и цветковых; в настоящее время — цветковых и листостебельных мхов (сфагнум).

В создании биогенных карбонатных пород (особенно известняков) принимают участие различные водоросли: золотистые, красные, зеленые, харовые. Диатомовые водоросли образуют кремневые породы (диатомиты, трепела, опоки). Горючие сланцы ордовика — кукерситы — состоят из массовых скоплений органических оболочек рода Gloeocapsomorpha, видимо, принадлежавших зеленым водорослям. Горючие сланцы в различные периоды могли образовываться за счет скопления другой органики, как, например, доманиковые сланцы позднего девона.

ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ

Пространственное распространение определенных совокупностей ископаемых растений позволяет проводить палеофлористическое районирование. При этом используют те же единицы, что и при современном флористическом районировании: царство — область — провинция.

Первые наземные растения силура во всех регионах имели довольно бедный и почти одинаковый состав (риниофиты и плауновидные). Они произрастали на побережьях различных водоемов. Девонские растения намного разнообразнее, чем силурийские. Среди них известны риниофиты, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные, но и девонская флора почти повсеместно имела однотипный состав. Космополитизм девонской флоры хорошо устанавливается по распространению рода Archaeopteris. Эти растения в отложениях верхнего девона встречаются почти повсеместно (Северное полушарие и Австралия), причем именно род Archaeopteris занимает доминирующее положение по отношению к другим растениям (археоптерисовая флора).

С раннего карбона проявляется четкая палеофлористическая дифференциация, позволяющая выделить три области: Гондванскую (Гондвана), Еврамерийскую (Еврамерика) и Ангарскую (Ангарида). В позднем карбоне дополнительно обособилась Катазиатская область, отделение которой от Еврамерийской началось в среднем карбоне (рис. 72). В Еврамерийской и Катазиатской

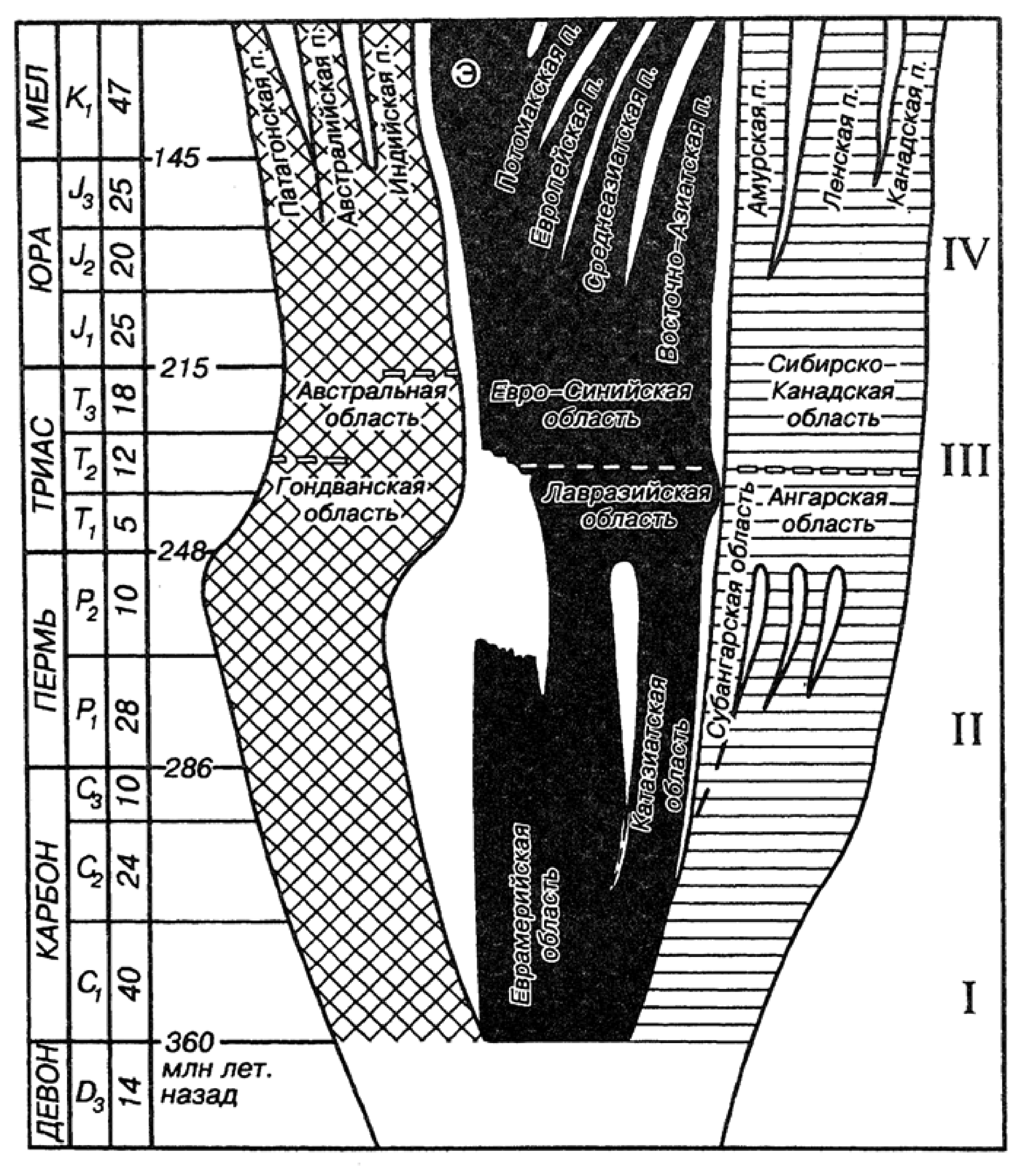


Рис. 72. Эволюция наземных флор в палеозое и мезозое (Мейен, Вахрамеев, 1984, 1987; с упрощением)

Э — экваториальная область; I — дифференциация палеофитной флоры на царства и области; II — последующая дифференциация палеофитной флоры на области и провинции; III — рубежи смены палеофитной флоры на мезофитную флору; IV — последующая дифференциация мезофитной флоры на области и провинции (п.)

областях в карбоне и перми произрастала тропическая и субтропическая флора экваториального пояса, а в Ангарской (Северное полушарие) и Гондванской (Южное полушарие) областях — флора бореального и нотального умеренно холодных поясов (рис. 73, *А*).

В пределах Еврамерийской области в раннем карбоне (Северная Америка, северная часть Южной Америки, Европа, Кавказ,

А

Б

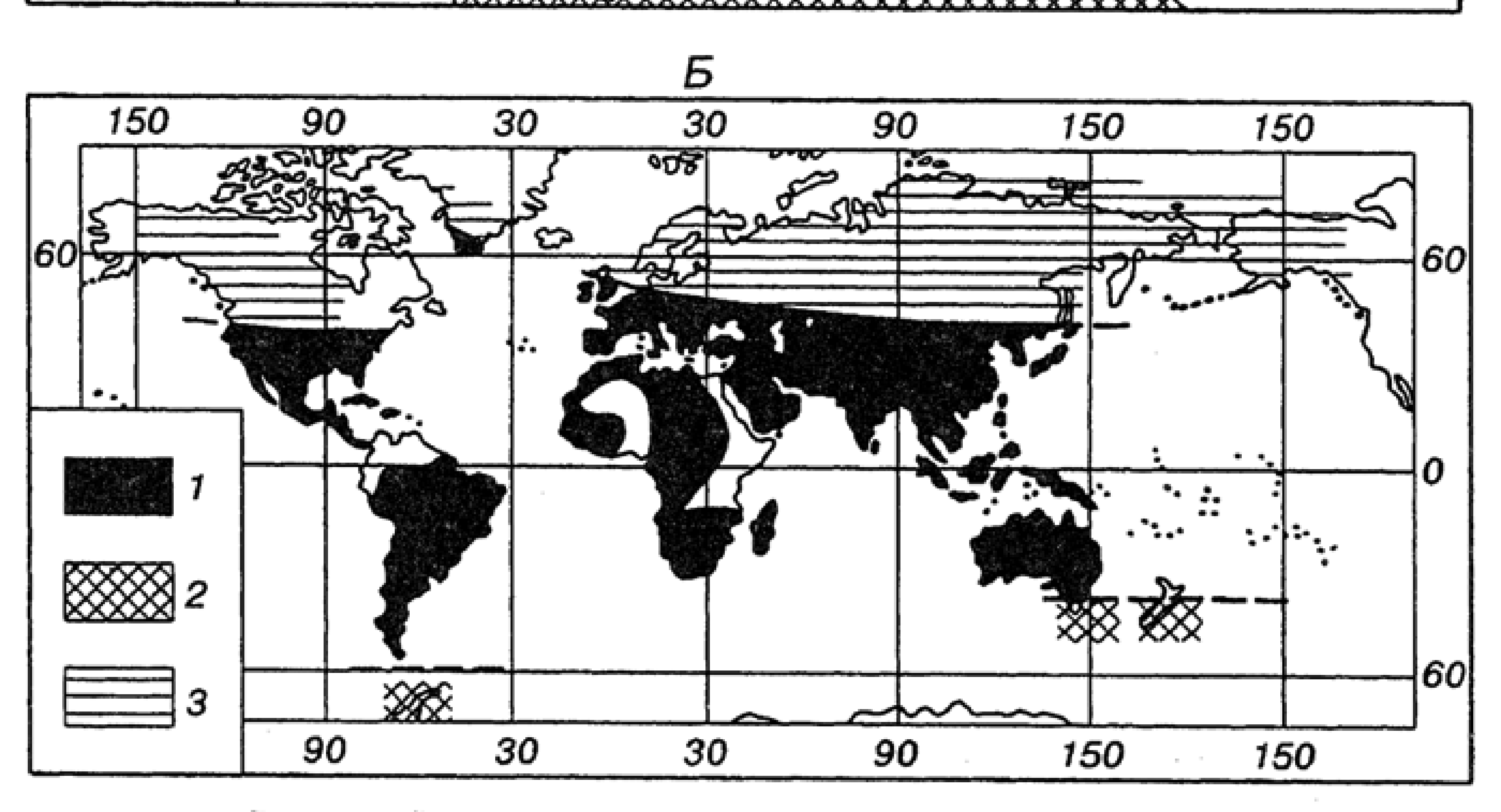


Рис. 73. Фитоклиматическое районирование прошлого

А — поздний палеозой (Мейен, 1987); Б — ранний мел (Красилов, 1985, с упрощением). Флоры: 1 — экваториальные и примыкающие к ним, 2 — нотальные, 3 — бореальные

Средняя и Малая Азия, Северная Африка) произрастали древесные плауновидные (Lepidodendron, Sigillaria, Lepidophloios), хвощевидные (Calamites, Sphenophyllum) и папоротниковидные с крупными вайями. Как правило, преобладали плауновидные (рис. 74). Стволы деревьев имели мощную кору и слаборазвитую древесину (маноксилический тип стебля), что характерно для растительности

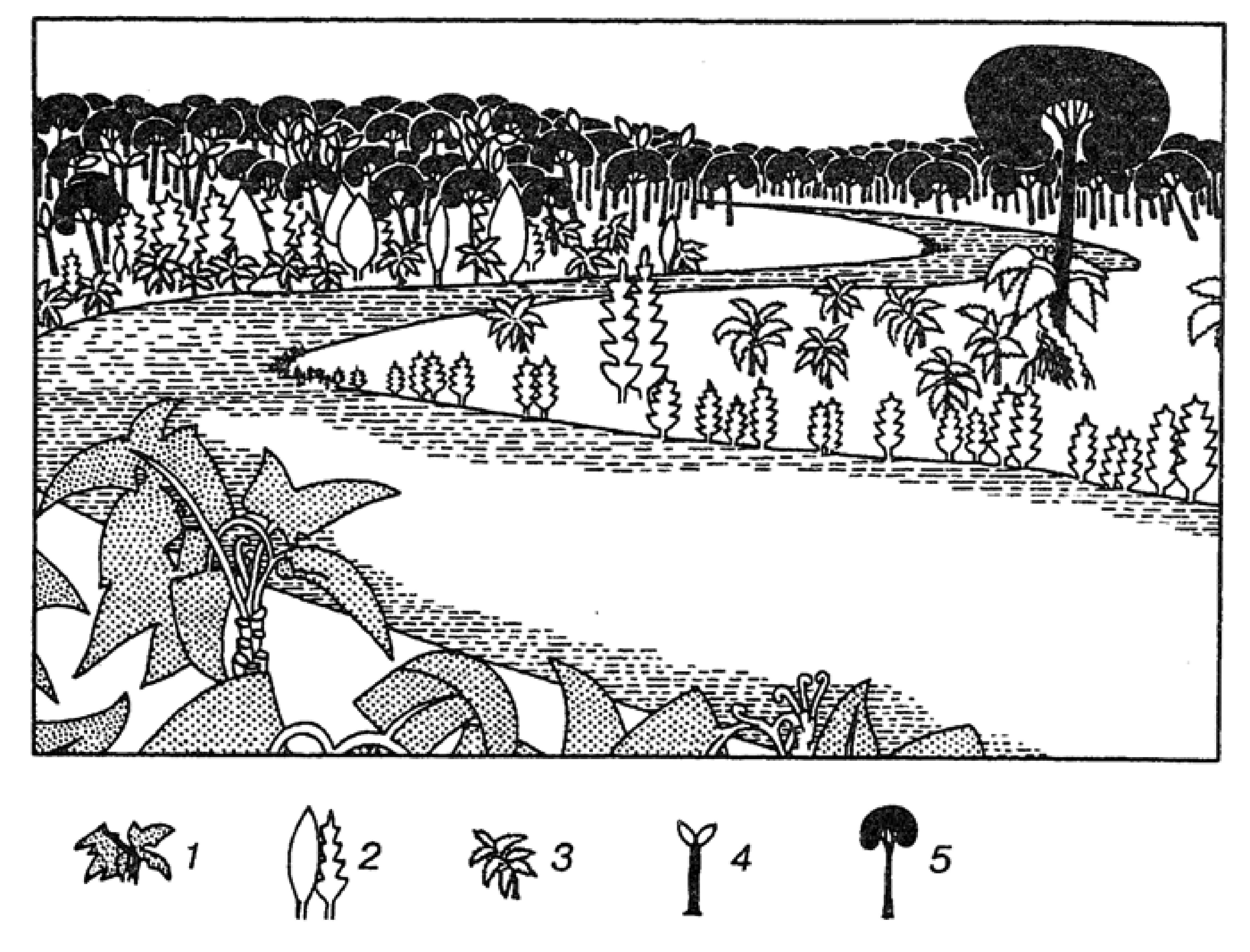


Рис. 74. Реконструкция среднекаменноугольного ландшафта Северной Англии и Южной Шотландии (Meyen, 1987)
1 — птеридоспермы (Cycadofilicales), 2 — каламитовые, 3 — настоящие папоротники, 4 — сигиллярии, 5 — лепидодендроны

влажных тропиков и субтропиков (мангровые заросли). Ризофоры лепидодендроновых нередко слагают «стигмариевые почвы». Рост лепидодендроновых на влажных, нередко затопляемых участках отразился на строении стигмарий, у которых гипертрофированное развитие получают воздухоносные полости.

Растительность мангр и болот явилась основой мощного позднепалеозойского углеобразования (Донбасс, Силезия и др.). В среднем карбоне на фоне резкого сокращения видового состава отмечается появление новых групп растений, в том числе и пинофитовых, а с позднего карбона началось сокращение плауновидных (так, в рассматриваемой области перестал произрастать род Lepidodendron). Вместе с тем возросли количество и разнообразие папоротниковидных, в том числе и древовидных. Существенную роль приобретают кордаитовые, о быстром росте которых свидетельствуют находки Artisia. Изменился и климат, в позднем карбоне он стал более сухим, а в перми — полуаридным и аридным. Одновременно с изменением климата в позднем карбоне сократились площади угленакопления. В перми в Еврамерийской области продолжалось сокращение разнообразия плауновидных,

уменьшились размеры папоротниковидных. Вместе с этим очень широкое распространение получили пинофитовые.

Катазиатская область (Япония, Корея, Китай, Вьетнам, Лаос, Таиланд, Индонезия, Малайзия), как сказано выше, обособилась от Еврамерийской в позднем карбоне и тоже принадлежала экваториальному поясу. Флора карбона и перми в Катазиатской области близка по составу одновозрастной флоре Еврамерийской области. Произрастали общие роды и виды плауновидных, настоящих папоротников, птеридоспермов, клинолистников и кордаитовых.

Начиная с позднего карбона и еще более резко в перми начинает проявляться специфический облик катазиатской флоры: редки хвойные и кордаитовые. Долго сохраняется преобладание плауновидных, значительно дольше, включая поздний карбон и пермь, произрастает Lepidodendron и вместе с тем полностью отсутствует Sigillaria.

Особенно своеобразный облик катазиатской флоре придавало присутствие, а часто и доминирование в ней уникальных голосеменных — гигантоптерид. Субтропический и тропический климат и меньшая аридизация обусловили накопление угленосных толщ на протяжении ранней перми, т.е. позднее, чем в Еврамерийской области.

Флора Ангарской области (Печора, Сибирь, Казахстан, Монголия) в начале карбона была представлена преимущественно лепидодендроновыми, травянистыми хвощевидными, папоротниковидными со слаборазвитыми вайями, голосеменными. Лепидодендроновые имели небольшие размеры, неветвящийся стебель (рис. 75); примечательно отсутствие стигмарий. В начале карбона климат был безморозным. Об этом свидетельствует маноксилическое строение стебля лепидодендроновых. Такой стебель у многолетних растений мог развиваться только в условиях безморозного климата.

В среднем карбоне началось похолодание, места произрастания раннекаменноугольных плауновидных освоили иные группы растений и в первую очередь кордаитовые (находки артизий отсутствуют). Особенно многочисленными они были с начала перми, составляя основной компонент бореальной «кордаитовой» тайги. В листовой флоре кордаитовых преобладал род Rufloria, поэтому возможно говорить о «руфлориевой тайге». Господство кордаитов подтверждается многочисленными находками листьев, скопления которых образуют «листовые кровли» (термин В.А. Красилова). Одновременно с кордаитовыми произрастали членистостебельные и папоротники. Кордаитовые явились основными углеобразователями (Кузнецкий, Минусинский и Тунгусский бассейны).

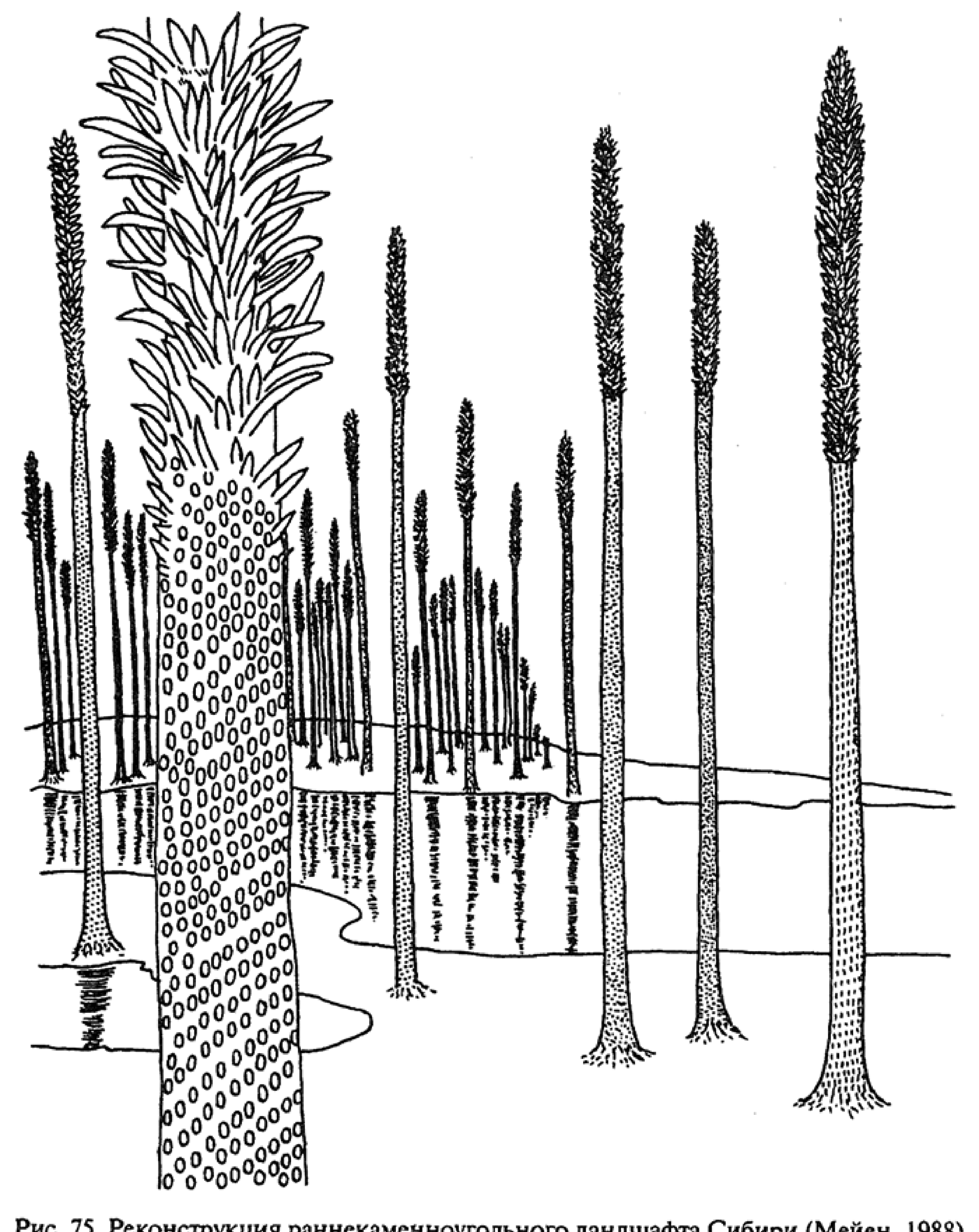


Рис. 75. Реконструкция раннекаменноугольного ландшафта Сибири (Мейен, 1988)

Гондванская область, занимавшая огромные пространства (Южная Америка, Южная Африка, Индия, Австралия и Антарктида), представляла собой единый материк — Гондвану, площадь которого занимала не менее трети современной суши. Эта область располагалась в нотальном поясе и характеризовалась умеренным или умеренно прохладным климатом. Видимо, климат в целом был более холодным, чем в Ангарской области. Флора была представлена тонкоствольными плауновидными, папоротниками,

близкими к листовой флоре Еврамерийской области, но существенно отличающимися по споровым комплексам. Принципиальные отличия гондванской и еврамерийской флор проявляются начиная с позднего карбона.

С этого времени фиксируются появление и массовое развитие глоссоптерид. Господство глоссоптерид, известных повсеместно, подтверждается скоплениями листьев («листовые кровли»), подобно тому, что наблюдалось в ангарской флоре для листьев кордаитовых. Глоссоптериевая флора характеризуется преобладанием родов Gangamopteris и Glossopteris.

К концу карбона исчезли крупные древовидные плауно- и хвощевидные. Как в Ангарской области, отсутствуют стигмарии. С позднего карбона на территории Гондваны началось оледенение, продолжавшееся и в ранней перми. Ледник оставил мощные толщи тиллитов — ледниковых глинистых отложений с валунами. Периоды похолодания сменялись периодами потепления. Климат был влажным, формировались мощные пласты углей. В конце перми началась аридизация климата, продолжавшаяся в раннем триасе.

Перестройка растительного мира началась в конце перми. Многие группы растений вымерли, на смену им пришли новые растения и возникли новые ассоциации, возросла дифференциация растительности. В триасе границы между Гондванской, Лавразийской (Еврамерийская плюс Катазиатская) и Ангарской областями становятся менее отчетливыми. В среднем триасе завершается глобальное обновление флор и палеофитная флора сменяется мезофитной. С этого момента выделяются области: Евро-Синийская, сменившая Еврамерийскую, Сибирско-Канадская, трансформировавшаяся из Ангарской, и Австральная (Австралийская), преобразованная из Гондванской. В различных областях отдельные элементы и ассоциации мезофитной флоры появлялись в разное время.

В Евро-Синийской области был влажный теплый климат экваториального пояса. Появилось много древовидных папоротниковидных, голосеменных (цикадовых и беннеттитовых), образующих леса тропиков и субтропиков. Хвойные играли резко подчиненную роль. Максимальный расцвет этой флоры приурочен к юре, что привело к мощному углеобразованию. В Евро-Синийской области в начале мела возникли первые цветковые растения.

В Сибирско-Канадской области климат был умеренно холодный. Тайгу в основном образовывали гинкговые, чекановскиевые, хвойные (древние сосновые). Названные растения имели пикноксилический стебель, для которого характерно резкое преобладание древесины над корой. Цикадовые и беннеттитовые здесь

отсутствовали. В это же время в Австральной, или Австралийской, области наблюдается много цикадовых и беннеттитовых, достигавших в высоту 15 м и более, немногочисленны хвойные, имеющие не игольчатые, а ланцетовидные листья.

В юре, позднем мелу и палеогене дифференциация растительности еще более усилилась; возникли 11 палеофлористических провинций, но границы между областями стали менее четкими. Начиная с неогена формируются современные фитогеографические царства, области, провинции, округа. Кайнофитная флора сменила мезофитную.

ЦАРСТВО ГРИБЫ. REGNUM FUNGI

(лат. fungus — гриб)

Царство грибов сочетает в себе свойства как растений, так и животных. Общие признаки грибов и растений: неподвижность, верхушечный рост и размножение с помощью спор. Вместе с тем у грибов, как и у животных, отсутствует фотосинтез, в продуктах обмена присутствует мочевина, а в плотных оболочках клеток имеется хитин. Поэтому оболочки клеток могут сохраняться в ископаемом состоянии (рис. 76). Известно около 100 000 видов грибов.

Грибы могут быть одно- и многоклеточными; клетки преимущественно многоядерные, редко одноядерные. Многоклеточные грибы состоят из тонких нитевидных структур. Нити, или гифы, при разветвлении переплетаются, образуя грибницу, или мицелий. Грибницы очень разнообразны по строению и размерам: от микроскопических скоплений в виде плесени до крупных образований у шляпочных грибов. Размножение вегетативное или с помощью спор. Споры как подвижные со жгутиками (зооспоры), так и неподвижные. Последние образуются внутри специальных полостей или на концах гиф. Они имеют плотную оболочку и сохраняются в ископаемом состоянии.

По типу питания грибы являются гетеротрофами: сапротрофами, паразитами, редко хищниками. Они существуют в почве и на ее поверхности, а также снаружи и внутри многих объектов и организмов. Для грибов характерен симбиоз с корневой системой высших растений. Симбиогенез грибов с цианобионтами и одноклеточными зелеными водорослями привел к возникновению лишайников — своеобразных организмов, существующих как единое целое. Лишайники неприхотливы, могут поселяться на безжизненных скальных породах, что заставляет предполагать, что

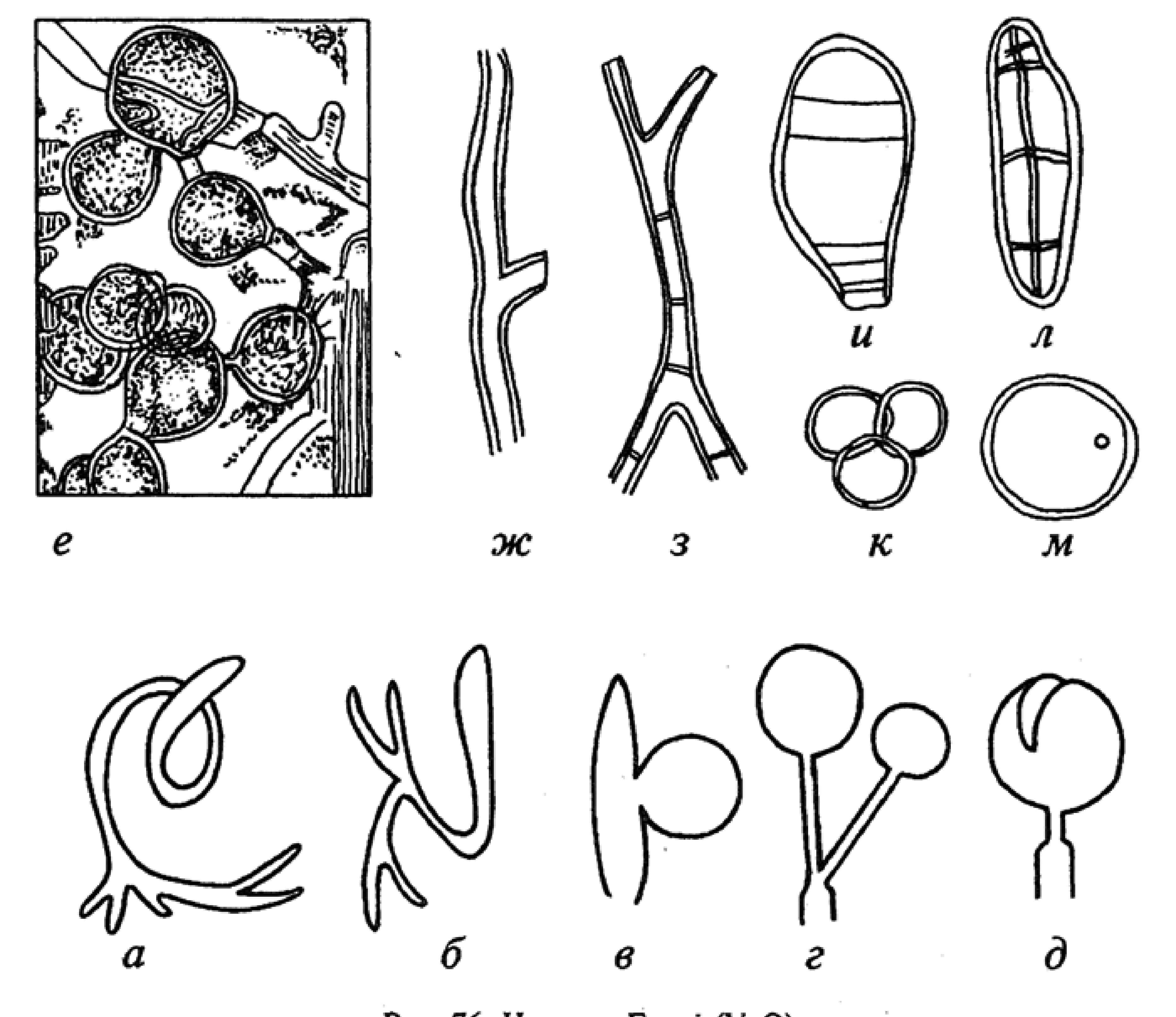


Рис. 76. Царство Fungi (V–Q)

а–д — реконструкция вендских грибов (Бурзин, 1993): *а, б* — талломы с ризоидами, *в–д* — спорангии; *а–д* — европейская часть России; *е* — низшие грибы из карбона Англии (Криштофович, 1957); *ж, з* — гифы низших (*ж*) и высших (*з*) грибов; *и–м* — споры в различном сочетании; *ж–м* — неоген, Закарпатье (Попов, Рыбакова, 1970)

они могли быть первыми наземными поселенцами. Достоверные лишайники известны с позднего мела.

В ископаемом состоянии от грибов сохраняются преимущественно споры, реже гифы, мицелии и еще реже отдельные клетки (см. рис. 76). Максимальное число спор встречено в бурых углях. Достоверные остатки грибов известны с девона. В докембрии (средний рифей) обнаружены гифоподобные образования. Наиболее сенсационными являются находки микроскопических образований в археозое на рубеже 3,8 млрд лет (см. рис. 26), которые описаны среди бактерий. Некоторые исследователи относят их к дрожжевым грибкам. Если это так, то эукариоты возникли почти одновременно с прокариотами. Предполагают, что в докембрии и раннем палеозое бактерии, грибы, лишайники, моховидные и некоторые водоросли уже освоили сушу.

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ. REGNUM ZOA (ANIMALIA)

(греч. zoa — животные; лат. animal — животное)

Царство животных включает одно- и многоклеточные организмы, для которых характерны следующие признаки: 1) питание осуществляется готовыми органическими продуктами (гетеротрофы); 2) клетки не имеют целлюлозной оболочки и различных пигментов, свойственных растениям; 3) на протяжении всей жизни или на отдельных возрастных стадиях организмы подвижные. Однако далеко не всегда можно четко разграничить одноклеточные растения и животные. Некоторые формы занимают промежуточное положение, четкая граница между низшими одноклеточными водорослями и одноклеточными животными иногда отсутствует. Так, среди жгутиковых имеются и растительные и животные организмы. Первые являются автотрофами и синтезируют органические вещества (тип динофитовые водоросли), а вторые питаются готовыми органическими соединениями. В свете сказанного не лишено основания выделение царства Protista. При этом подцарство Protozoa, включаемое в царство животных, нередко рассматривается как искусственный таксон.

Размножение животных происходит двумя способами: половым и бесполым. Половой процесс сопровождается возникновением половых клеток, слияние которых дает начало новому организму. Бесполое размножение представляет собой деление или почкование. В результате либо образуются колонии, либо единый организм распадается на несколько. Колониальность присуща многим преимущественно прикрепленным многоклеточным (губковые, археоциаты, книдарии, мшанки, граптолиты, оболочники), хотя колонии известны и в подцарстве простейших (жгутиковые и саркодовые). Полный жизненный цикл представляет собой чередование полового и бесполого поколений, морфологически отличающихся друг от друга, что присуще как одноклеточным, так и многоклеточным организмам. Чередование поколений одноклеточных рассмотрено ниже у типа саркодовых, а многоклеточных — у типа книдарий.

Животные возникли примерно на рубеже среднего и позднего протерозоя. Взаимоотношение отдельных типов между собой показано на рис. 77, где приведены и промежуточные группировки: подцарство, надраздел, раздел, подраздел. Перечисленные таксоны отражают уровни организации животного мира. Для выявления связей внутри животного мира важнейшее значение имеют данные эмбриологии — науки о развитии зародыша, так как именно на ранних стадиях закладываются основные черты того или иного типа.

Рис. 77. Родословное древо животных (показаны основные типы)

В эмбриональном развитии многоклеточных прослеживается несколько последовательных стадий, основными из которых являются морула, бластула, гаструла (рис. 78). Морула представляет собой скопление плотно прилегающих клеток, а бластула характеризуется расположением клеток по поверхности полого шара. После деления оплодотворенного яйца (= яйцеклетки) прослеживается несколько различных вариантов образования бластулы. В первом случае, например у моллюсков, сначала возникает морула, а затем формируется бластула. В остальных случаях стадия морулы отсутствует и непосредственно за дроблением яйца следует стадия бластулы, так как возникшие клетки соприкасаются только частично, образуя внутри первичную полость тела (бластоцель). Выделяется шесть типов морфологически разнообразных бластул. Таким образом, уже на начальном этапе развития зародыша прослеживается два способа возникновения бластулы: с промежуточной стадией морулы и без нее.

Дальнейшие преобразования того или иного типа бластулы приводят к формированию двухслойного зародыша — гаструлы.

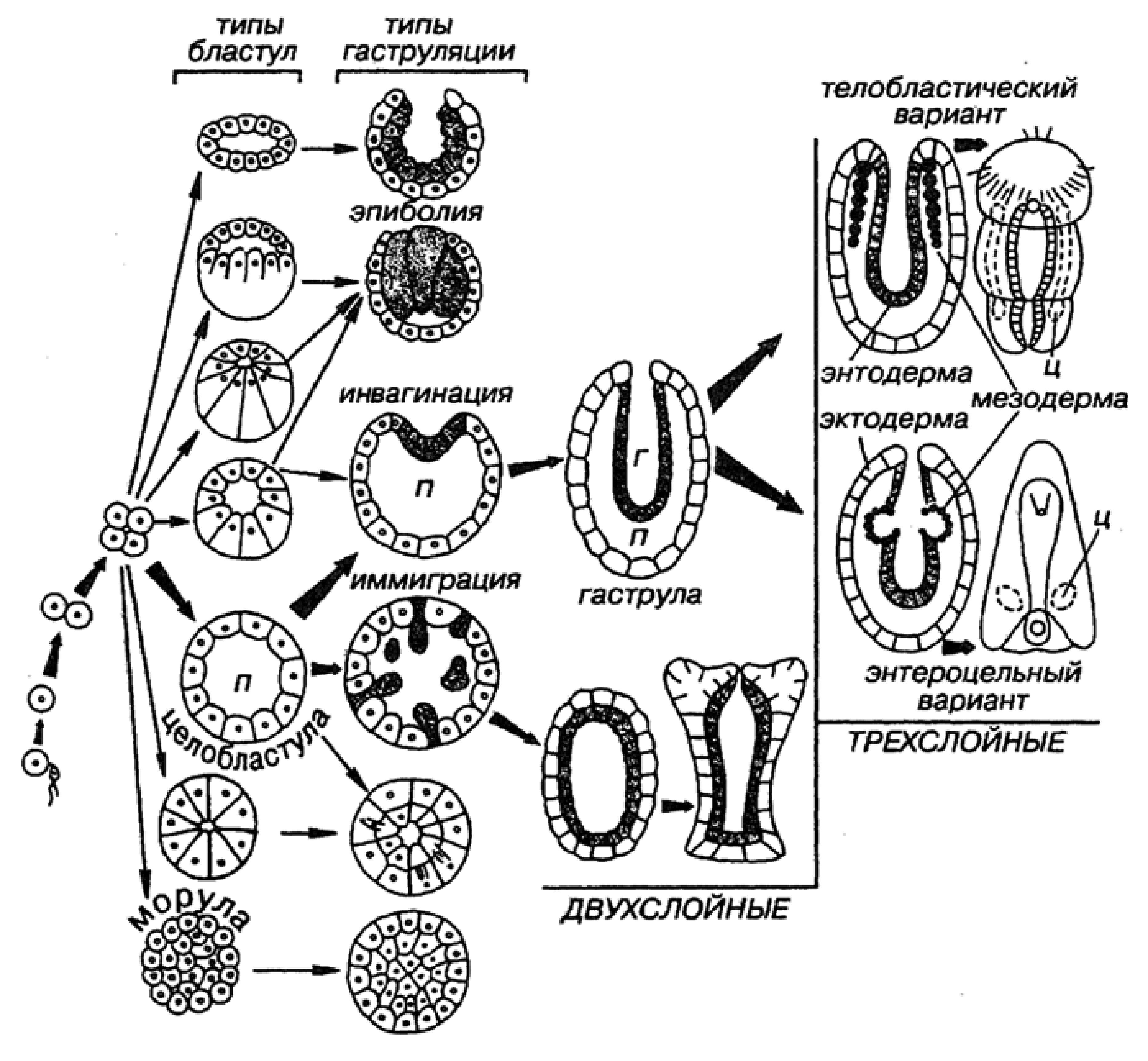


Рис. 78. Общие направления эмбриогенеза настоящих многоклеточных
Полости тела: п — бластоцель (первичная), г — гастральная (вторая по времени появления), ц — целом (третья по времени появления)

Имеется несколько типов гаструляции, основными являются два: инвагинация и иммиграция. В первом случае на одном из концов бластулы начинается прогибание (впячивание) клеток и возникают два слоя клеток: наружный — эктодерма и внутренний — энтодерма. При иммиграции часть клеток погружается внутрь бластулы, что вновь приводит к дифференциации клеток и появлению двух зародышевых листков (экто- и энтодерма).

Между экто- и энтодермой располагается унаследованная от бластулы первичная полость тела зародыша, а внутри энтодермы возникает вторая по времени образования — пищеварительная (гастральная) — полость с ротовым отверстием — бластопором.

Дальнейшее развитие зародыша может сопровождаться появлением третьего зародышевого листка — мезодермы, которая формируется телобластическим или энтероцельным способом. Первый способ определяется возникновением на границе экто- и

энтодермы двух или нескольких крупных клеток — телобластов, которые дают начало срединному слою — мезодерме. Второй способ характеризуется впячиванием энтодермы с образованием карманоподобных углублений и их последующим отшнуровыванием. Возникает третья по счету полость (целом), которую принято называть вторичной полостью тела, так как она обособляется внутри унаследованной от бластулы первичной полости. При этом у некоторых трехслойных животных целом полностью вытесняет первичную полость тела (кольчатые черви и хордовые).

У одной группы животных ротовое отверстие трехслойного зародыша сохраняет первоначальное положение в течение всей жизни, а у другой — на постэмбриональной стадии развития оно закладывается на другом месте.

Если вновь обратиться к родословному древу животных (см. рис. 77), то можно увидеть, что царство животных разделяется на два подцарства: одноклеточные (Protozoa) и многоклеточные (Metazoa). У первого из них клеточный уровень организации (клетка представляет собой организм), а у второго клетки являются структурными единицами, слагающими ткани и органы. Все многоклеточные животные на основании особенностей эмбрионального развития подразделяются на Parazoa, или примитивные, и Eumetazoa, или настоящие. У первого надраздела зародышевые листки не закладываются, а у второго — закладываются.

Надраздел Eumetazoa по числу зародышевых листков делится на Diblastica (= Radiata), или двухслойные, и Triblastica (= Bilateria), или трехслойные. Раздел трехслойных животных по положению ротового отверстия у зародыша и взрослого организма делится на Protostomia, или первичноротые, и Deuterostomia, или вторичноротые.

В последние годы возрастает число сторонников иной концепции. Признавая, что развитие трехслойных животных шло по двум основным эволюционным направлениям, некоторые исследователи считают важнейшим признаком не положение ротового отверстия, а тип дробления яйца. Животные, для которых характерно спиральное дробление яйца и телобластический способ закладки мезодермы, объединяются в Spiraloblastica (= Spiralia), а те, у которых радиальное дробление яйца и чаще всего энтероцельный способ закладки мезодермы, — в Radialoblastica (= Radialia). Объемы первичноротых и вторичноротых с вновь предлагаемыми эволюционными стволами в основном совпадают (Малахов, 1995).

ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ. SUBREGNUM PROTOZOA

(греч. protos — первый; zoa — животные)

Это подцарство включает животных, которые, хотя и состоят из одной клетки, но характеризуются значительным разнообразием как по размерам, так и по строению клетки. Простейшие многочисленны и распространены повсюду, общее число современных и ископаемых видов приближается к 50 000. Большинство простейших имеют микроскопические размеры (50–150 мкм), самые мелкие не достигают 10 мкм, а наиболее крупные превосходят 50 000 мкм (5 см), иногда и более.

Клетка простейших является целостным организмом, она полифункциональна, т.е. выполняет основные жизненные функции (обмен веществ, движение, размножение). Форма и строение клетки различны. По форме тела большинство простейших асимметрично, исключение составляют радиально-лучистые акантарии, радиолярии и некоторые двусторонне-симметричные фораминиферы. Основное содержание клетки — цитоплазма — заключает одно или два ядра, вакуоли, митохондрии и др. *Ядро* представляет собой генетический аппарат; при наличии двух ядер одно — меньшее по размерам — является генеративным, а второе — большее — вегетативным. *Вакуоли* — полости, приспособленные для переваривания пищи и выделения (пищеварительные и сократительные). *Митохондрии* — удлиненные тельца с самостоятельными мембранами, выполняющие функции обмена и дыхания и являющиеся источником энергии. Внешняя часть цитоплазмы называется эктоплазмой, плотность последней определяет постоянство или непостоянство формы клетки простейших. Эктоплазме противопоставляется эндоплазма.

По способу питания простейшие относятся к фитофагам и зоофагам: они питаются микроорганизмами растительного и животного происхождения. Пищеварение внутриклеточное, т.е. переваривание пищи происходит в замкнутых вакуолях внутри клетки; или внеклеточное пристеночное, когда пищеварение осуществляется в полузамкнутых полостях наружной поверхности клетки. Размножение простейших происходит половым и бесполым путем, нередко наблюдается чередование поколений.

Выполнение основных функций производится отдельными участками клетки, получившими название «органоиды» (устаревшее название «органеллы»). Особенности клетки: строение ядра, цитоплазмы, органоидов движения, тип движения, состав скелета — основа для подразделения подцарства простейших на типы. В настоящее время насчитывается от 5 до 9 типов.

Наиболее простое строение характерно для типа саркодовых с органоидами движения в виде ложноножек (рис. 79). Многие саркодовые обладают опорным и защитным скелетом, поэтому ниже будет дана более подробная характеристика этого типа.

Недавно из саркодовых выделен небольшой по объему, но чрезвычайно своеобразный тип Acantharia, включающий морских стеногалинных одноклеточных животных (рис. 80). Скелет акантарий состоит из 20 радиальных, реже диаметрально расположенных игл, которые пересекаются в центре клетки. На иглах могут возникать дополнительные перекладины, в результате последующего срастания иногда формируются шаровидные капсулы. Иглы имеют либо одинаковую, либо различную длину, во втором случае длина игл меняется закономерно и через концы четырех (реже двух) игл можно провести серию параллельных сфер. Акантарии близки радиоляриям (см. ниже), но у них обычно отсутствует центральная капсула, а главное, имеется целестиновый скелет ($SrSO_4$). Это единственная группа животных, обладающая способностью секретировать целестин (сернокислый стронций). После гибели организма целестиновые скелеты очень быстро растворяются и поэтому акантарии не сохраняются в ископаемом состоянии.

Название следующего типа — Mastigophora, или жгутиковые, — дано по органоидам движения в виде одного–двух, реже множества жгутиков, совершающих колебательные движения. От этого типа произошли споровики. Это своеобразные простейшие, ведущие паразитический образ жизни и нередко утрачивающие жгутики. Наиболее сложно устроен тип Infusoria, или Ciliophora, реснички которых совершают гребные движения. Инфузории, видимо,

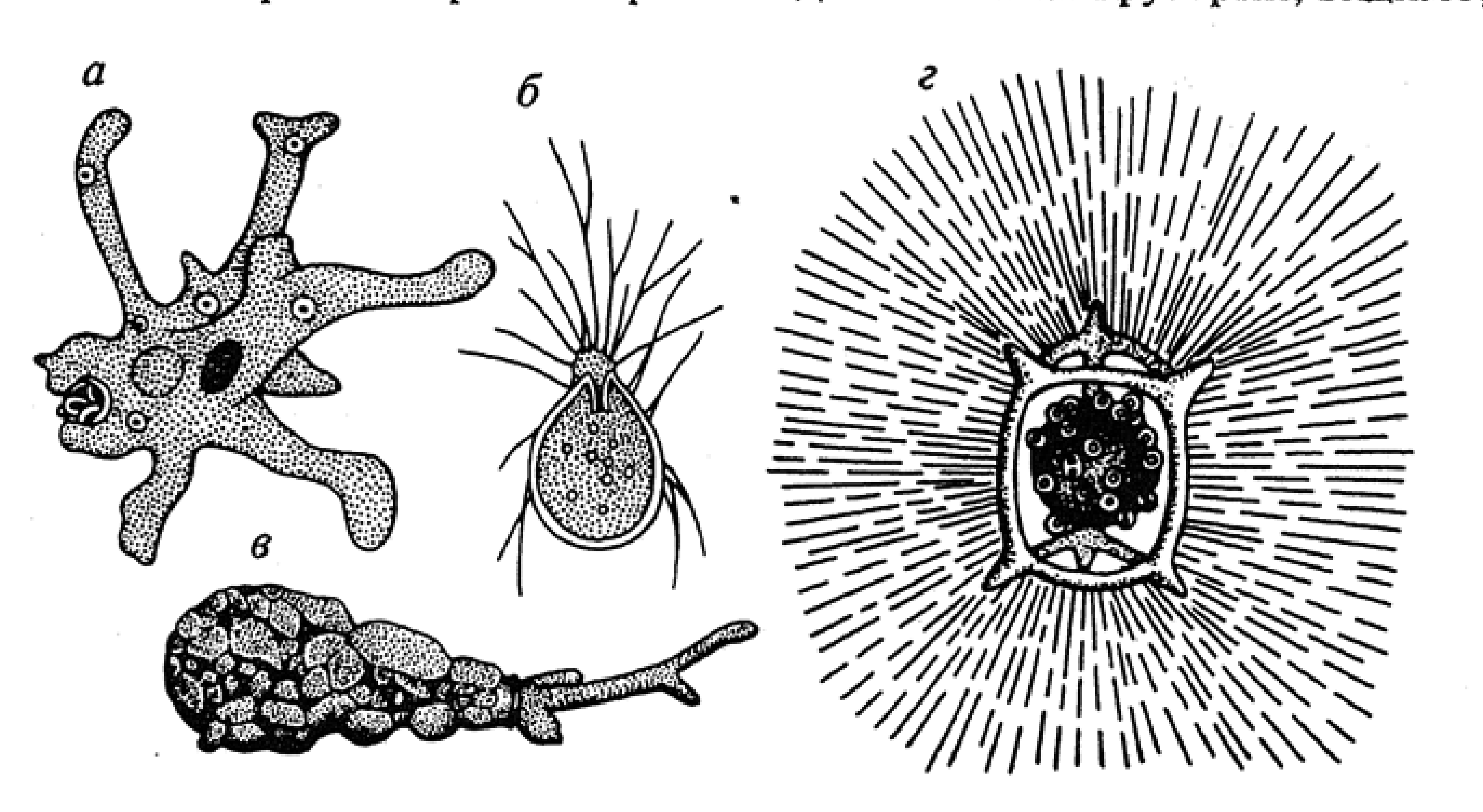


Рис. 79. Одноклеточные типа Sarcodina
а, *б* — класс Амёбы: *а* — голые амёбы, *б* — раковинные амёбы; *в* — класс Фораминиферы; *г* — класс Радиолярии

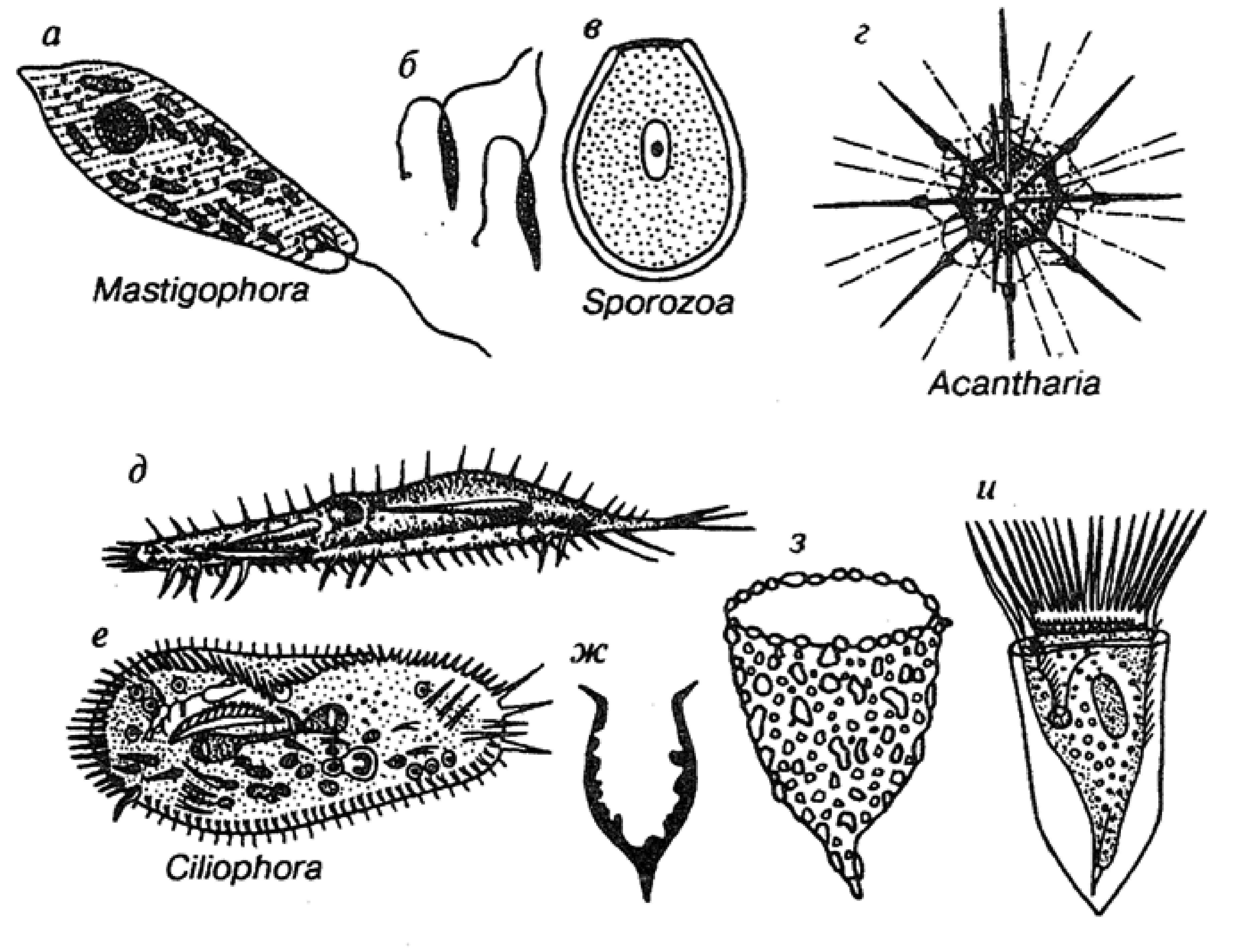


Рис. 80. Подцарство Protozoa

Типы: *а* — Mastigophora; *б, в* — Sporozoa: *б* — гаметы, *в* — ооциста; *г* — Acantharia; *д, е* — Ciliophora — ползающая инфузория: *д* — сбоку, *е* — с брюшной стороны; *ж–и* — планктонные инфузории — тинтинниды: *ж* — ископаемая, *з, и* — современные

возникли от жгутиковых. В неблагоприятные периоды жизни многие простейшие выделяют временные защитные оболочки, образуя цисты или, правильнее, цисты покоя, в противоположность цистам размножения.

Геологическая история простейших фактически прослежена только для двух классов саркодовых: фораминифер и радиолярий; в отношении остальных типов и классов можно утверждать, что многие бесскелетные формы, несомненно, возникли в глубокой древности, но доказать это на палеонтологическом материале не представляется возможным. Бесскелетные простейшие ведут свое начало от каких-то прокариотных организмов. Обособление саркодовых и жгутиковых, видимо, произошло достаточно рано. Жгутиковые явились не только предками споровиков и инфузорий, но и родоначальниками многоклеточных животных.

Помимо саркодовых в ископаемом состоянии известны немногочисленные раковинные жгутиковые и инфузории. Особый интерес представляют раковинные инфузории — тинтинниды, достоверно существующие со среднего триаса и поныне. Совре-

менные тинтинниды ведут планктонный образ жизни, они имеют тонкую прозрачную органическую раковину в виде конуса, бокала с различно отогнутым верхним краем. Над раковиной приподнимается венчик ресничек, осуществляющий парение в толще воды (см. рис. 80). У ископаемых тинтиннид раковинка известковая, не исключено, что происходило замещение органического вещества минеральным. Кроме того, встречаются фосфатные и железистые раковинки микрогранулярной структуры. Исследования ископаемых тинтиннид из карбонатных отложений юры и мела позволили выделить последовательные комплексы, на основании которых проводится расчленение разрезов и их сопоставление.

ТИП САРКОДОВЫЕ. PHYLUM SARCODINA

(греч. sars, sarcos — мясо; sarcodes — вещественный, плотский)

Тип саркодовых включает разнообразных морских, реже пресноводных простейших, нередко обладающих скелетом и имеющих органоиды движения в виде псевдоподий. Строение псевдоподий различно: короткие, немногочисленные либо длинные, многочисленные, обладающие (подтип Actinopoda) или не обладающие (подтип Rhizopoda) внутренней опорной плазматической нитью (см. рис. 79). Функция псевдоподий не ограничивалась только движением. Они принимали участие и в захвате пищи, а иногда в ее частичном переваривании.

К подтипу Rhizopoda, или корненожки, относится класс Amoebina, наиболее известным представителем которого является пресноводная амёба, и класс Foraminifera, включающий преимущественно морские раковинные формы. В состав подтипа Actinopoda, или лученожки, входят два класса: раковинные морские Radiolaria и безраковинные пресноводные или морские Heliozoa, или солнечники. Они обычно имеют радиально расположенные псевдоподии постоянной формы и органическую капсулу.

Большинство современных саркодовых обитает в морях, не более 20% существует в пресных водоемах, иногда даже в торфяниках и подземных водах. Саркодовые ползают по дну, часто поселяются на водорослях, иногда прикрепляются к субстрату; многие формы приспособились к планктонному образу жизни.

Обладающие раковиной Foraminifera и Radiolaria сохраняются в ископаемом состоянии, в то время как Heliozoa и Amoebina ограничены преимущественно современными формами. Геологическая история саркодовых ведет начало с кембрия (Foraminifera), несколько позднее — с ордовика — появляются достоверные Radiolaria, а раковинные амёбы известны начиная с палеогена.

Класс Фораминиферы. Classis Foraminifera

(лат. foramen, foraminis — отверстие, канал; fero — носить, нести)

Класс Foraminifera весьма многочисленный и разнообразный. К нему относятся морские бентосные и планктонные формы, некоторые фораминиферы живут в солоноватоводных и пресных водоемах. Из 1000 современных видов подавляющее большинство обитает в морских условиях; суммарное число ископаемых видов приближается к 20 000. Раковина саркодовых имеет одно, реже несколько отверстий. Движение, сбор пищи и ее частичное переваривание осуществляются с помощью длинных тонких псевдоподий, нередко переплетающихся между собой и создающих ловчую сеть.

Размножение фораминифер происходит половым и бесполым способом. В жизненном цикле нередко наблюдается чередование поколений (рис. 81, 82). При половом размножении после слияния двух половых клеток, носящих название «гаметы», возникает зигота. Строительство раковинки начинается с образования вокруг зиготы первой камеры. В дальнейшем объем цитоплазмы постепенно увеличивается и она периодически выступает через устье наружу, облекаясь второй, третьей и последующими камерами.

После завершения роста клетки и строительства раковины начинается процесс бесполого размножения. Почти одновременно делятся ядро и цитоплазма, распадающиеся на десятки, реже сотни зародышей. Амёбовидные зародыши через устье покидают материнский организм, и вокруг каждого из них начинает формироваться первая камера. Дальнейшее увеличение размеров клетки, поступление через устье наружу новых порций цитоплазмы

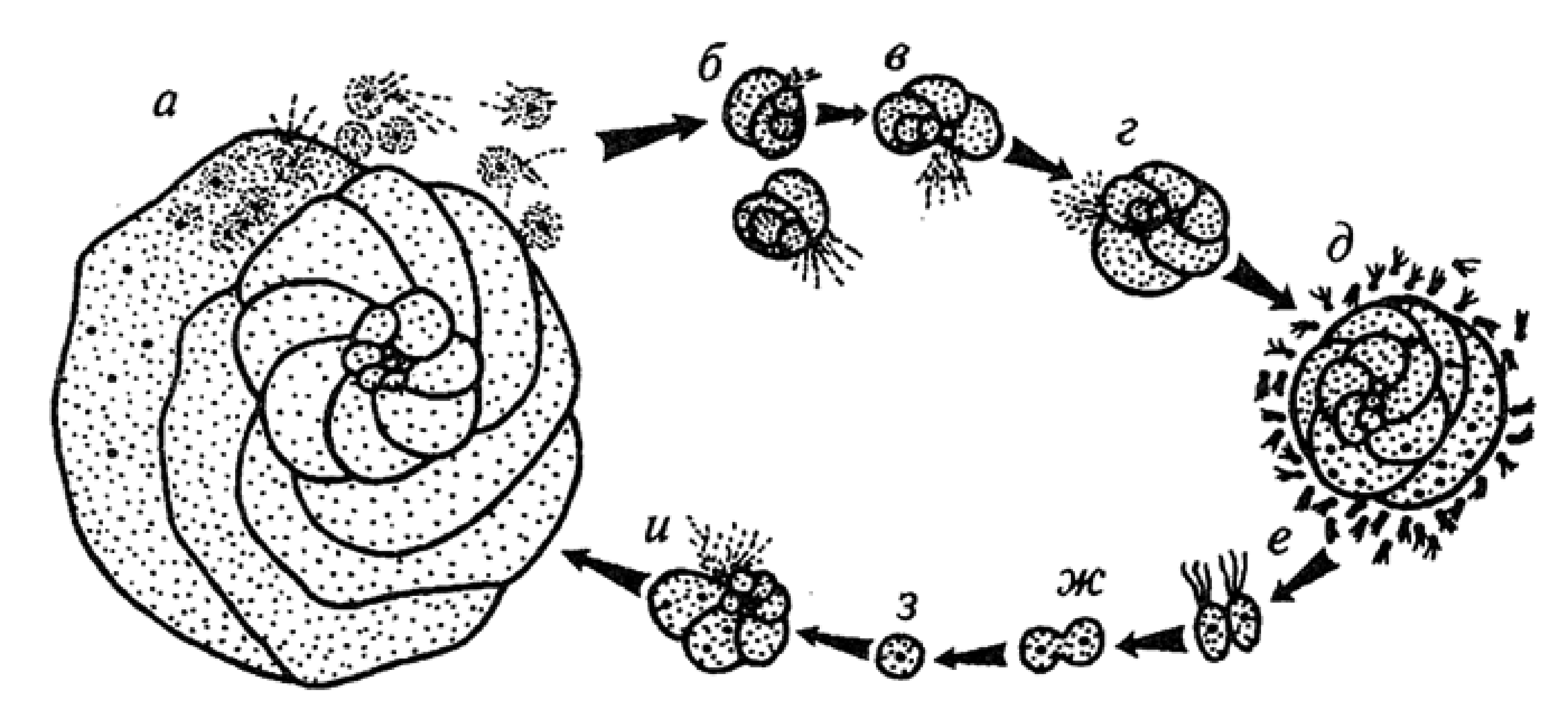


Рис. 81. Чередование полового и бесполого поколений у фораминифер
а — микросферическая особь в момент распада на зародыши; *б–г* — стадии формирования раковины; *д* — макросферическая особь в момент образования гамет; *е–з* — стадии слияния гамет; *и* — молодая микросферическая особь (Вопросы микропалеонтологии, 1982, № 25)

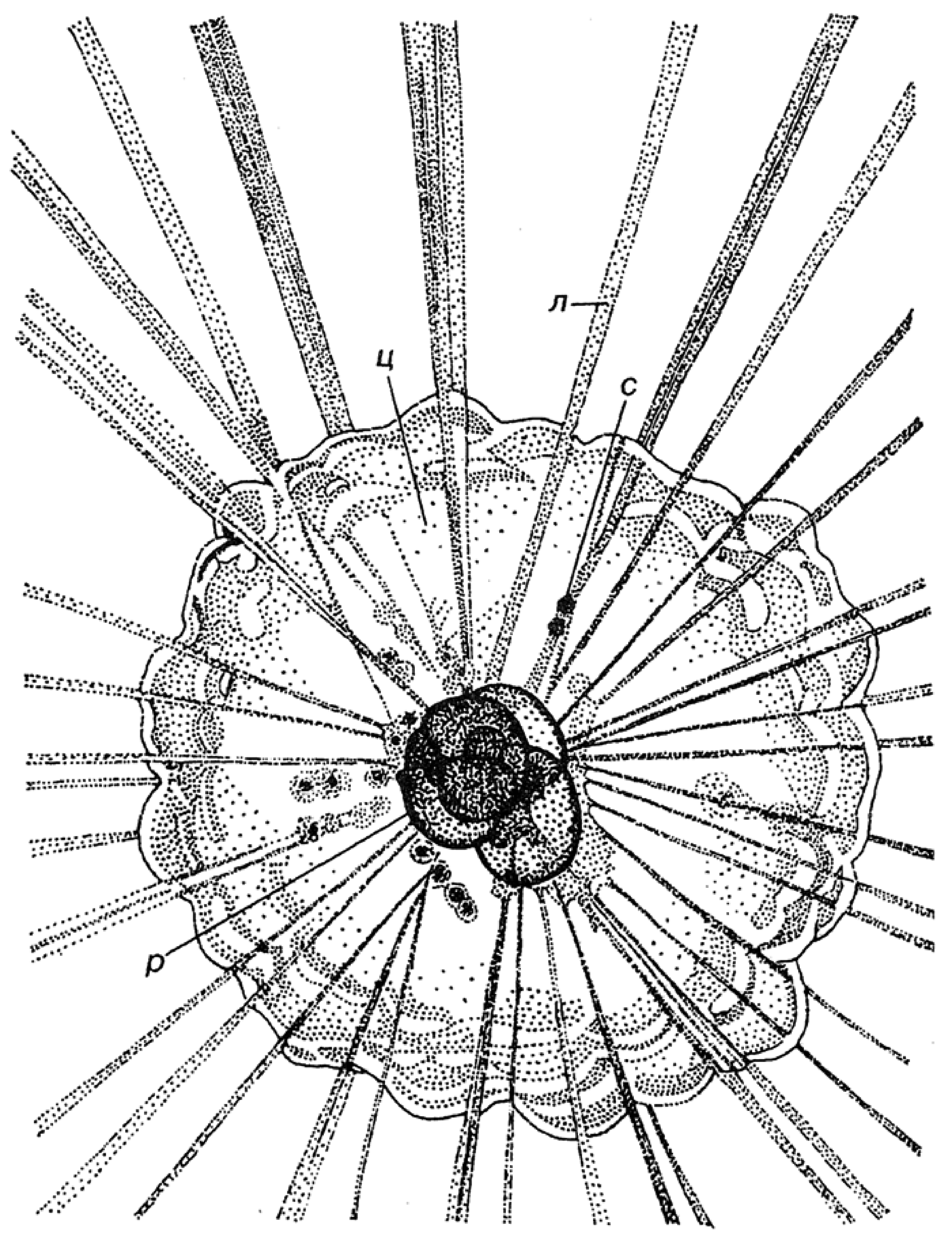
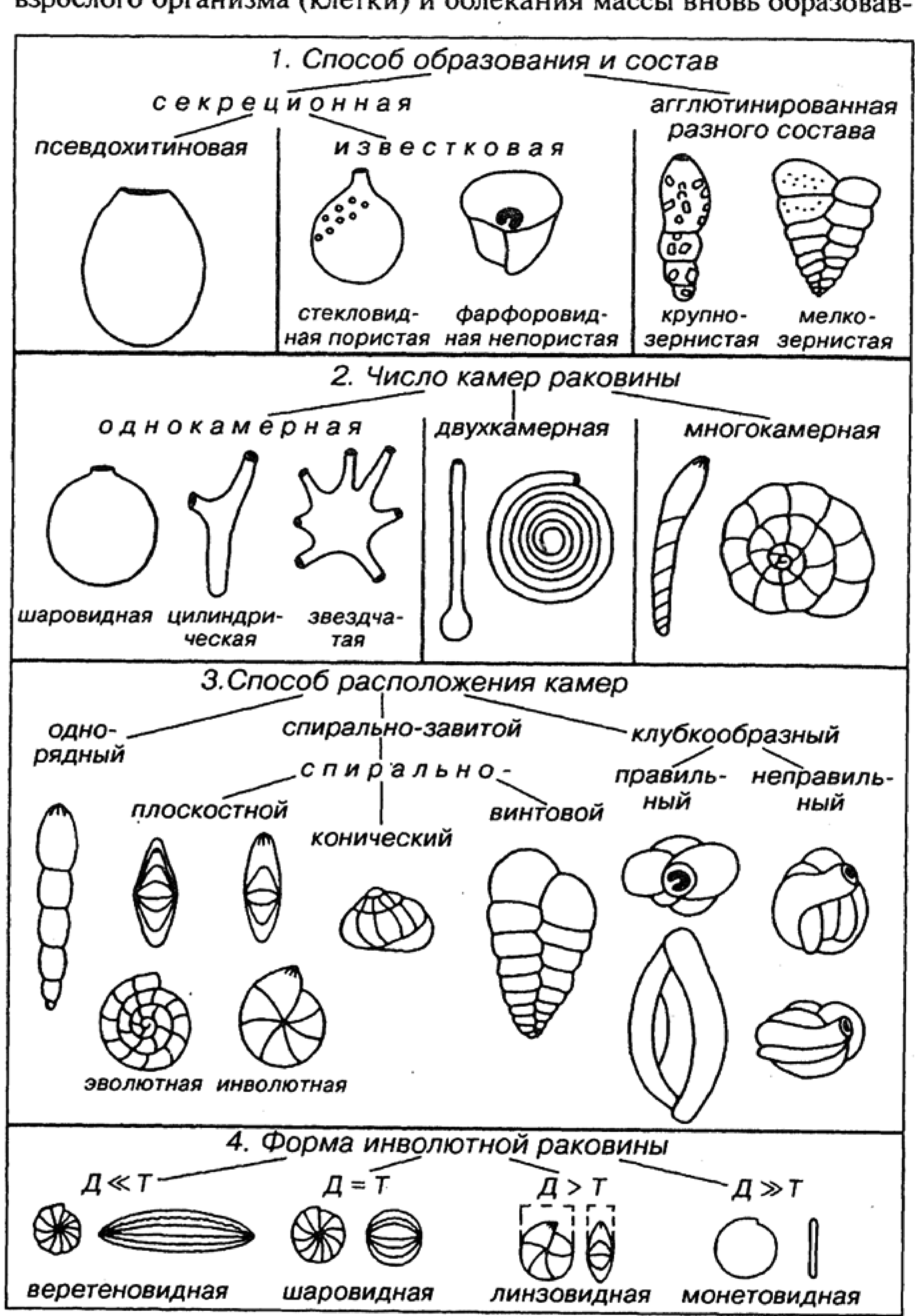


Рис. 82. «Облако» цитоплазмы вокруг раковинки планктонной глобигериниды Hastigerina pelagica (d'Orbigny) (Be, Anderson, 1976). Сильно увел. Саргассово море. Современность. л — шипы, окутанные цитоплазмой, р — раковина, с — симбионты — одноклеточные водоросли, ц — цитоплазма

приводят к ступенчатому надстраиванию новых камер. Процесс бесполого размножения заканчивается, когда завершается рост клетки и прекращается строительство раковины. После этого ядро делится на значительно большее число ядер, чем в первом случае

(тысячи вместо десятков или сотен). Распадение цитоплазмы, облекание ею каждого ядра, возникновение двух, реже трех жгутиков приводит к образованию подвижных половых клеток — гамет.

И половое и бесполое размножение начинается с деления ядра взрослого организма (клетки) и облекания массы вновь образовав-



шихся ядрышек цитоплазмой. При бесполом размножении эта стадия представляет собой амёбовидный зародыш, который начинает строить раковину, тогда как при половом размножении непременно возникают жгутики и попарно сливаются гаметы. Число амёбовидных зародышей существенно меньше, но они значительно крупнее, чем гаметы, число которых в десятки и сотни раз больше. Поэтому при половом размножении из слившихся гамет образуется микросферическая особь с маленькой первой камерой и большим числом последующих, а при бесполом размножении из амёбовидных зародышей формируется макросферическая особь с крупной первой камерой и небольшим числом последующих. Итак, жизненный цикл фораминифер состоит из полового и бесполого поколений, которые морфологически отличаются друг от друга. Иногда процессы размножения могут происходить и более сложно.

Раковина саркодовых отличается по способу образования, числу и расположению камер, а также по размерам (рис. 83). По способу образования и составу выделяются раковины агглютинированные и секреционные. Секреционные раковины образуются эктоплазмой клетки и имеют у большинства форм известковый, а у меньшинства — органический скелет. Агглютинированные раковины состоят из посторонних частиц, скрепленных цементом, который образуется эктоплазмой подобно тому, как отмечено для секреционных раковин.

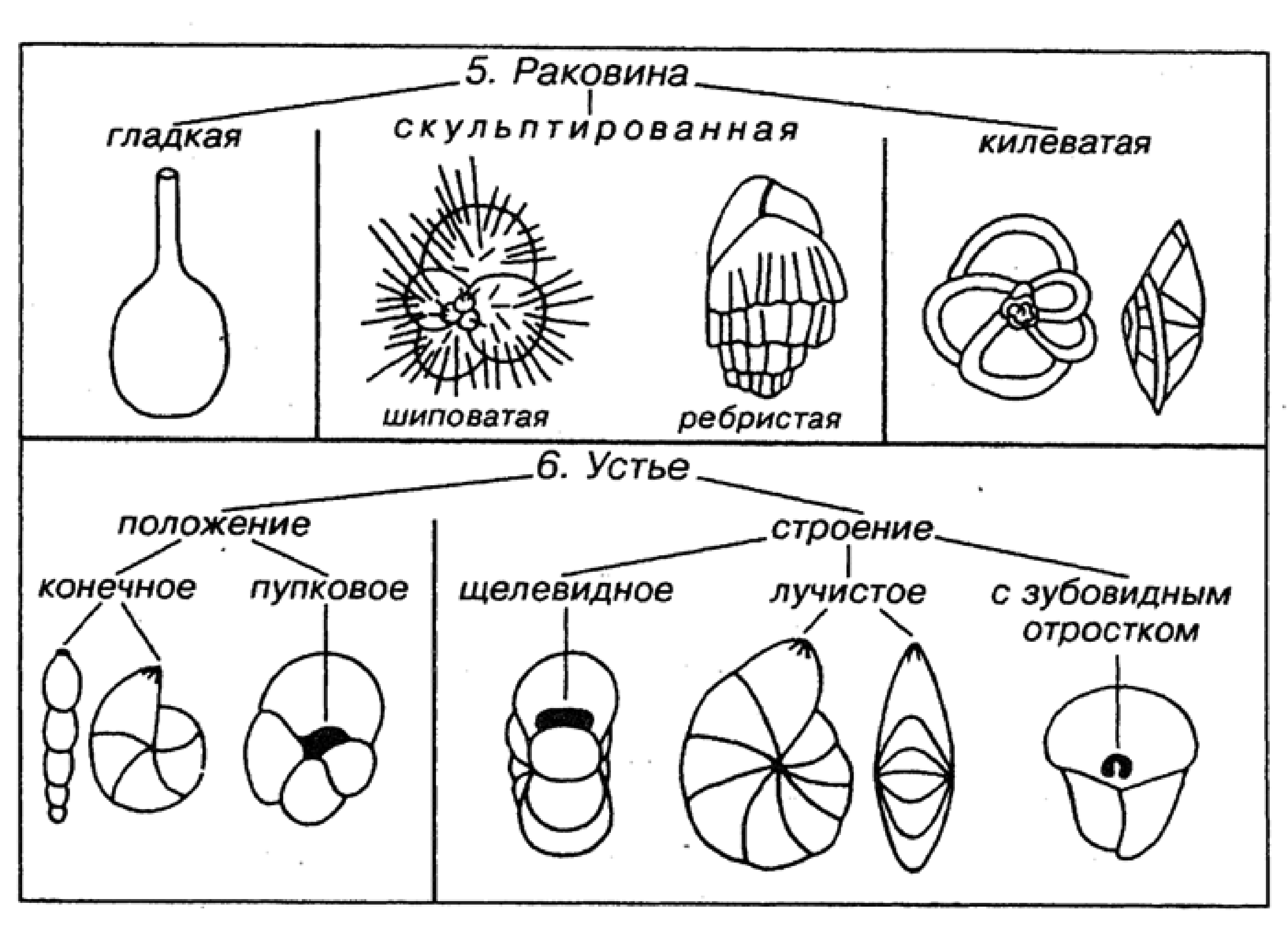


Рис. 83. Основные морфологические признаки фораминифер

По числу камер фораминиферы подразделяются на одно-, двух- и многокамерные. Однокамерные раковины могут быть округлые, звездчатые, цилиндрические и пр. Двухкамерные формы состоят из шарообразной первой камеры и различно устроенной второй: почти цилиндрической в одном случае и в виде длинной клубкообразной либо спиральной — в другом.

Многокамерные раковины различаются способом расположения камер. Камеры могут следовать одна за другой в один ряд, чаще они окружают первую камеру спирально или клубкообразно. В клубкообразном типе навивания наблюдается закономерное либо незакономерное расположение камер. Спиральнозавитые раковины подразделяются на спирально-плоскостные, спирально-конические и спирально-винтовые.

Спирально-плоскостные раковины различаются между собой формой поперечного сечения оборотов и степенью их перекрывания (объемлемости). Если обороты только соприкасаются и снаружи видны все обороты, то раковина называется *эволютной.* Если последний оборот полностью перекрывает предпоследний, то раковина называется *инволютной.* В этом случае снаружи виден только последний оборот, а их действительное число можно определить лишь на поперечном разрезе. При частичном перекрывании оборотов выделяются переходные варианты: полуинволютные и полуэволютные раковины. Внешне инволютные раковины выглядят как монетовидные, если диаметр раковины значительно больше толщины (Д >> Т), линзовидные (Д > Т), шаровидные (Д = Т) и веретеновидные (Д << Т).

Спирально-конические и спирально-винтовые раковины различаются по отношению высоты раковины к ширине основания. У спирально-винтовых раковин на одном обороте может находиться две или три камеры, а значит сбоку наблюдаются два или три ряда камер. Закономерное клубкообразное навивание характеризуется расположением камер в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, между которыми сохраняется постоянный угол (милиолиновый тип).

Размеры раковин фораминифер колеблются в значительных пределах. Наряду с формами микроскопическими, имеющими размеры до 0,02–0,05 мм, встречаются и «гигантские» раковины, максимальные размеры которых превышают 100 мм. Существует условное разделение фораминифер на мелкие и крупные, к последним относятся фузулиниды и нуммулитиды, в целом имеющие более сложное строение. Среди мелких фораминифер агглютинированные формы нередко крупнее, чем секреционные.

В настоящее время среди фораминифер по комплексу рассмотренных признаков выделяют от 13 до 52 отрядов. Ниже будут

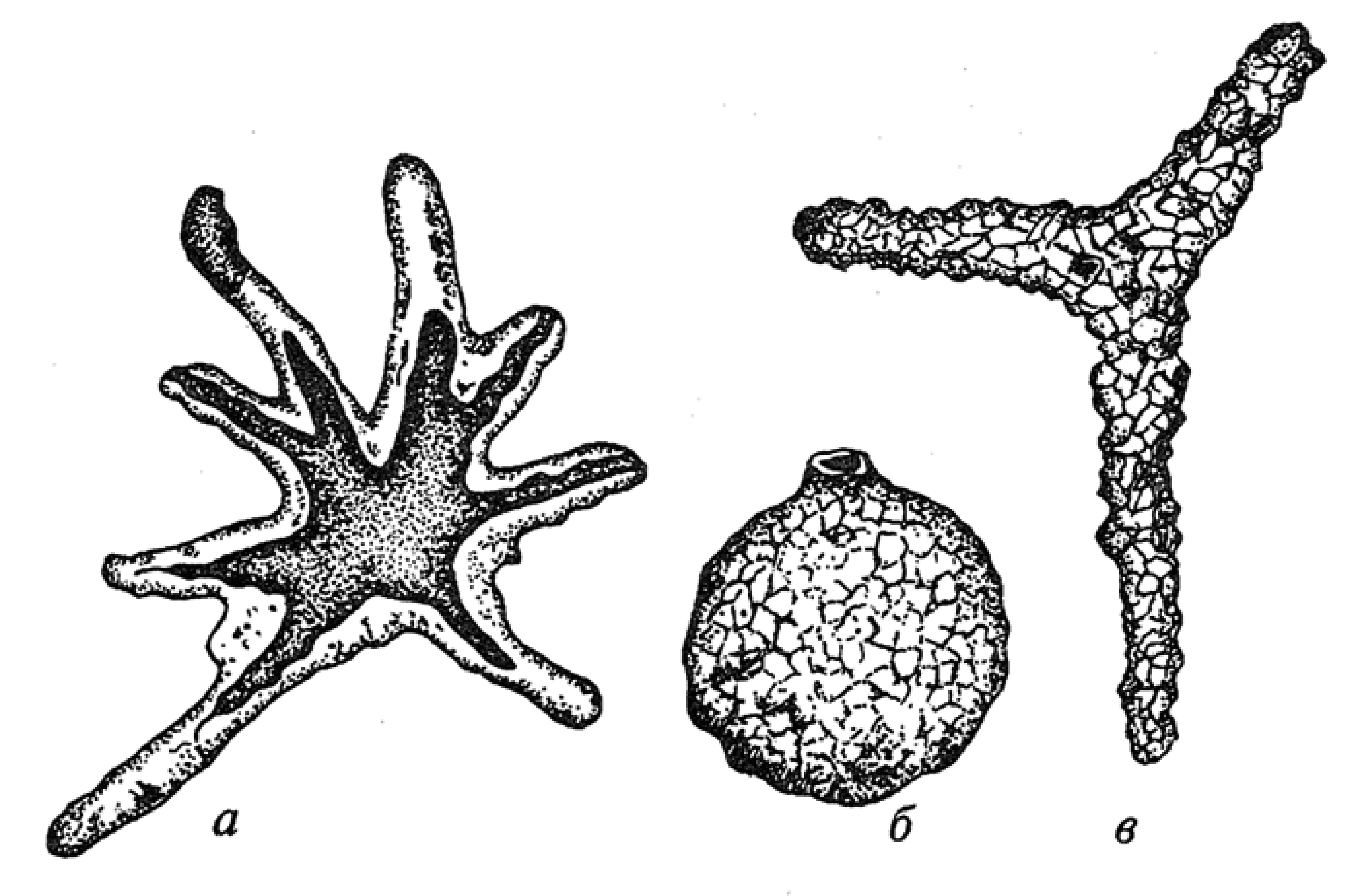


Рис. 84. Отряд Astrorhizida (Є–Q)
а — Astrorhiza (O_2–Q); *б* — Saccammina (S–Q); *в* — Rhabdammina s.lato (PZ–Q)

рассмотрены только наиболее важные: Allogromiida ($Є_3$–Q), Astrorhizida (Є–Q), Ammodiscida (Є–Q), Textulariida (T–Q), Lagenida (S–Q), Miliolida (C–Q), Fusulinida (C–P), Rotaliida (T_2–Q), Globigerinida (J_2–Q), Nummulitida (K_2–Q).

Отряд Allogromiida ($Є_3$–Q). Раковина однокамерная трубчатая или шаровидная, стенка секреционная, органическая, иногда с примесью агглютинированных частиц (см. рис. 49). Аллогромииды в эволюционном отношении представляют собой наиболее примитивный отряд фораминифер. Их предками являлись безраковинные формы, видимо, возникшие в венде, а возможно, и ранее.

Отряд Astrorhizida (Є–Q). Раковина агглютинированная, обычно крупнозернистая, однокамерная, различной формы или двухкамерная с овальной первой камерой и цилиндрической второй (рис. 84). Устье одно, два или несколько. Астроризиды обитают в морях на различных глубинах, ползая по дну или прикрепляясь к субстрату. Некоторые астроризиды достигают в северных морях значительных размеров (до 2–3 см в длину) и при массовых поселениях на дне слагают значительную часть осадка, давая рабдамминовые пески.

Отряд Ammodiscida (Є–Q). Раковина агглютинированная, разнозернистая, двух- или многокамерная (рис. 85). Двухкамерные формы неправильно клубкообразные или спирально-плоскостные, причем клубок или несколько спиральных оборотов слагает длинная вторая камера. Многокамерные раковины однорядные либо

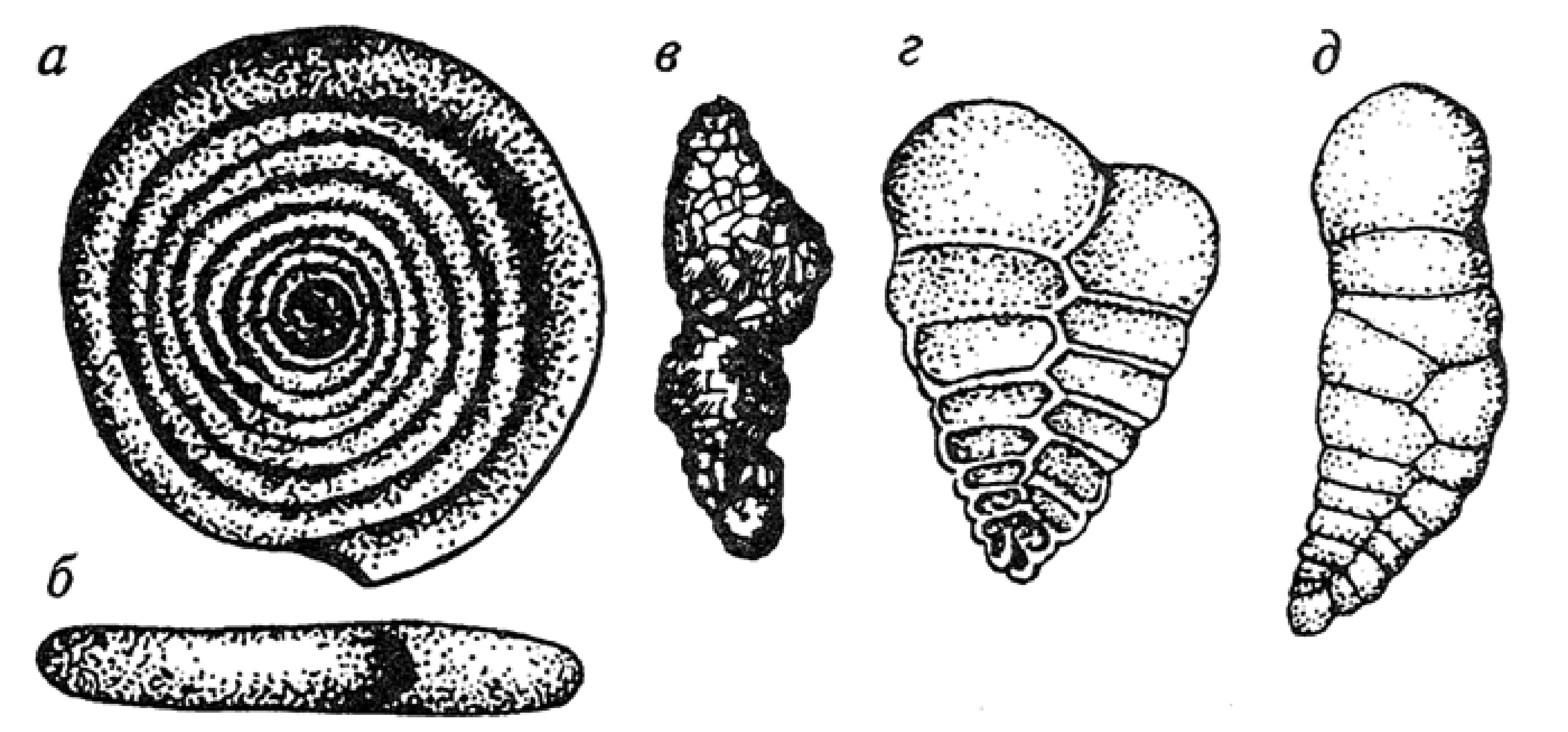


Рис. 85. Отряды Ammodiscida (Є–Q), Lituolida (C–Q) и Textulariida (T–Q)
а, б — Ammodiscus (Є–Q); *в* — Reophax (C–Q); *г* — Textularia (₽–Q); *д* — Bigenerina (₽$_2$–Q); увел.

почти спирально-плоскостные, инволютные. Устье конечное или в основании септальной поверхности, простое или ситовидное. Аммодисциды обитают в морях на различных глубинах, ведя бентосный свободный образ жизни.

Отряд Textulariida (T–Q). Раковина агглютинированная, средне- и мелкозернистая, многокамерная, на всех стадиях двухрядная спирально-винтовая или двухрядная на ранних и однорядная на конечных стадиях (см. рис. 85). Простое либо ситовидное устье находится в основании септальной поверхности или занимает конечное положение. Ведут бентосный свободный образ жизни, обитая преимущественно в неритовой зоне моря.

Отряд Lagenida (S–Q). Раковина секреционная известковая, одно- или многокамерная, однорядная либо спирально-плоскостная, инволютная (рис. 86). Стенка пористая стекловидная. Устье

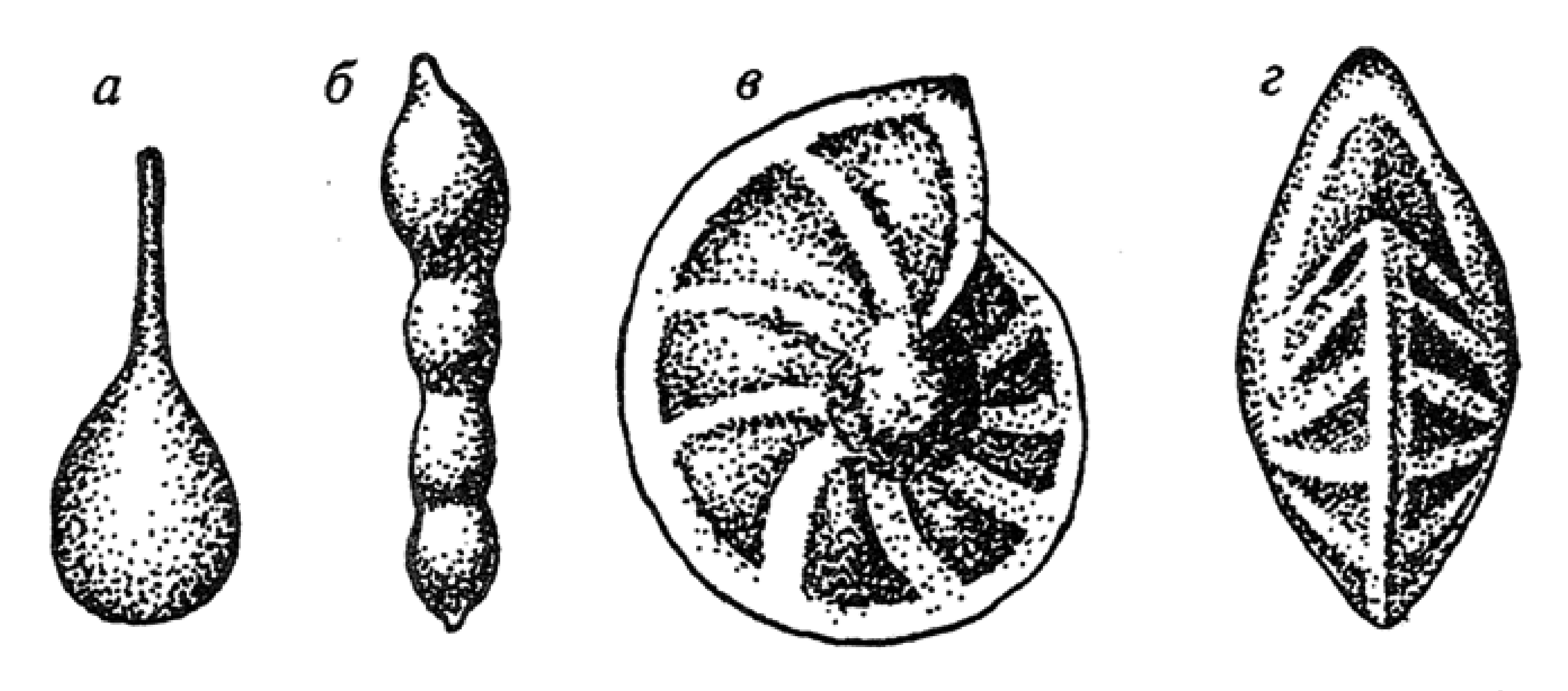


Рис. 86. Отряд Lagenida (S–Q)
а — Lagena (J–Q); *б* — Nodosaria (J–Q); *в, г* — Lenticulina (T–Q); увел.

лучистое, конечное либо расположенное у верхнего края септальной поверхности. Лагениды ведут бентосный свободный образ жизни, обитая в морских бассейнах, иногда в солоноватоводных, а в исключительных случаях — почти в пресных водоемах, вплоть до подземных вод.

Отряд Miliolida (C–Q). Раковина секреционная известковая, многокамерная (рис. 87). Стенка непористая фарфоровидная. Многочисленные камеры располагаются в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, углы между которыми составляют 144, 120 или 180°; в последнем случае раковина становится двусторонне-симметричной. В процессе роста угол между плоскостями соседних камер может изменяться, что позволяет выделять различные возрастные стадии. Устье с зубовидным выступом, простое или ситовидное. Милиолиды ведут бентосный свободный образ жизни, они обитают преимущественно в морских условиях

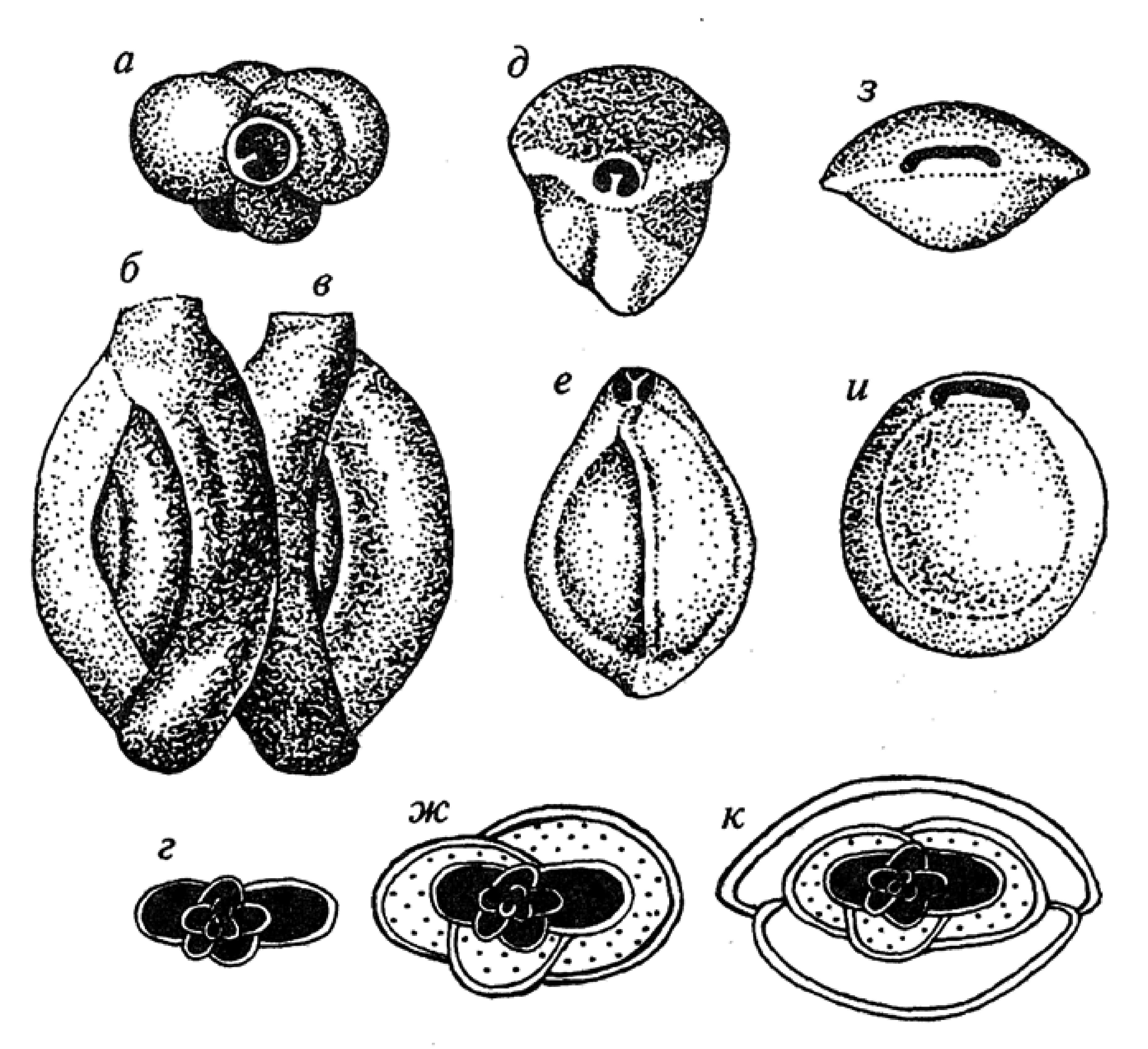


Рис. 87. Отряд Miliolida (C–Q)

а–г — Quinqueloculina (K–Q); *д–ж* — Triloculina ($₽_2$–Q); *з–к* — Pyrgo ($₽_2$–Q); *г, ж, к* — поперечные сечения, черным показаны стадии рода Quinqueloculina, точками — рода Triloculina, светлым — рода Pyrgo; увел.

и предпочитают тепловодные бассейны, иногда слагают милиолиновые или билокулиновые илы (в ископаемом состоянии известняки).

Отряд Fusulinida (C–P). Раковина крупная секреционная известковая, спирально-плоскостная, инволютная, вытянутая по оси навивания, веретеновидной, реже шаровидной формы (рис. 88). Перегородки низкие широкие, обычно гофрированные в нижней части. Складки соседних перегородок могут соединяться между собой, образуя вторичные камеры. Изучение фузулинид непременно ведется в шлифах. Выделяется несколько типов строения стенки. Устье обычно одно, находящееся в средней части септальной поверхности, реже несколько. По бокам устья могут наблюдаться дополнительные укрепляющие валики — хоматы; при наличии нескольких устьев окаймляющие их валики называются

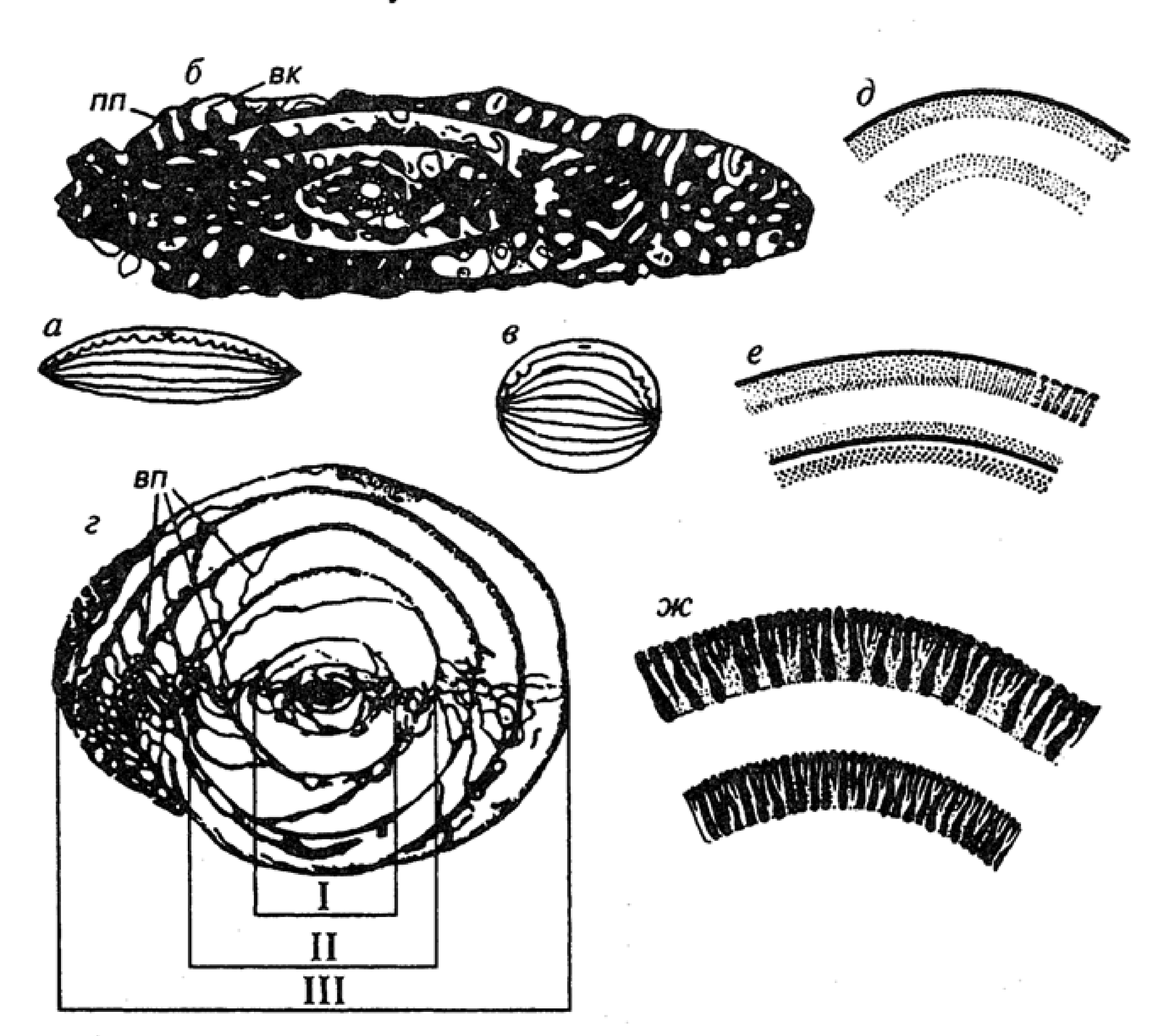


Рис. 88. Отряд Fusulinida (C–P)

а, б — Fusulina (C_{2-3}): *а* — общий вид, *б* — продольное сечение; *в, г* — Schwagerina s.lato (P_1): *в* — общий вид, *г* — продольное сечение; *д–ж* — стенка раковины: *д* — одно- и двухслойная простая, *е* — трех- и четырехслойная, *ж* — двухслойная сложная с кериотекой. вк — вторичные камеры, вп — волнистые перегородки, пп — правильно-складчатые перегородки. I–III — стадия веретеновидной (I), овальной (II), шаровидной (III) раковины

парахоматами. Фузулиниды существовали только в позднем палеозое, вели бентосный свободный образ жизни, хотя не исключено, что такие шаровидные формы, как Schwagerina s.lato, приспособились к существованию в пелагиали. Они были породообразующими организмами, давшими начало так называемым фузулиновым (раковины веретеновидные) и швагериновым (раковины шарообразные) известнякам.

Отряд Rotaliida (T_2–Q). Раковина секреционная известковая, многокамерная, спирально-коническая, изредка спирально-плоскостная (рис. 89). Стенка раковины пористая. Устье одно, обычно припупковое щелевидное. Роталииды ведут свободный бентосный образ жизни.

Отряд Globigerinida (J_2–Q). Раковина секреционная известковая, многокамерная, спирально-коническая (см. рис. 82, 89). Камеры нередко шарообразные с многочисленными тонкими иглами, это приводит к резкому увеличению общей поверхности раковины при незначительном возрастании объема. Увеличение удельной поверхности влечет возрастание трения при перемещении раковинок в толще воды, что и обусловило планктонный образ жизни глобигеринид. Оседая после смерти на дно, раковинки глобигеринид входят в состав органогенных илов, давших в прошлом глобигериновые известняки.

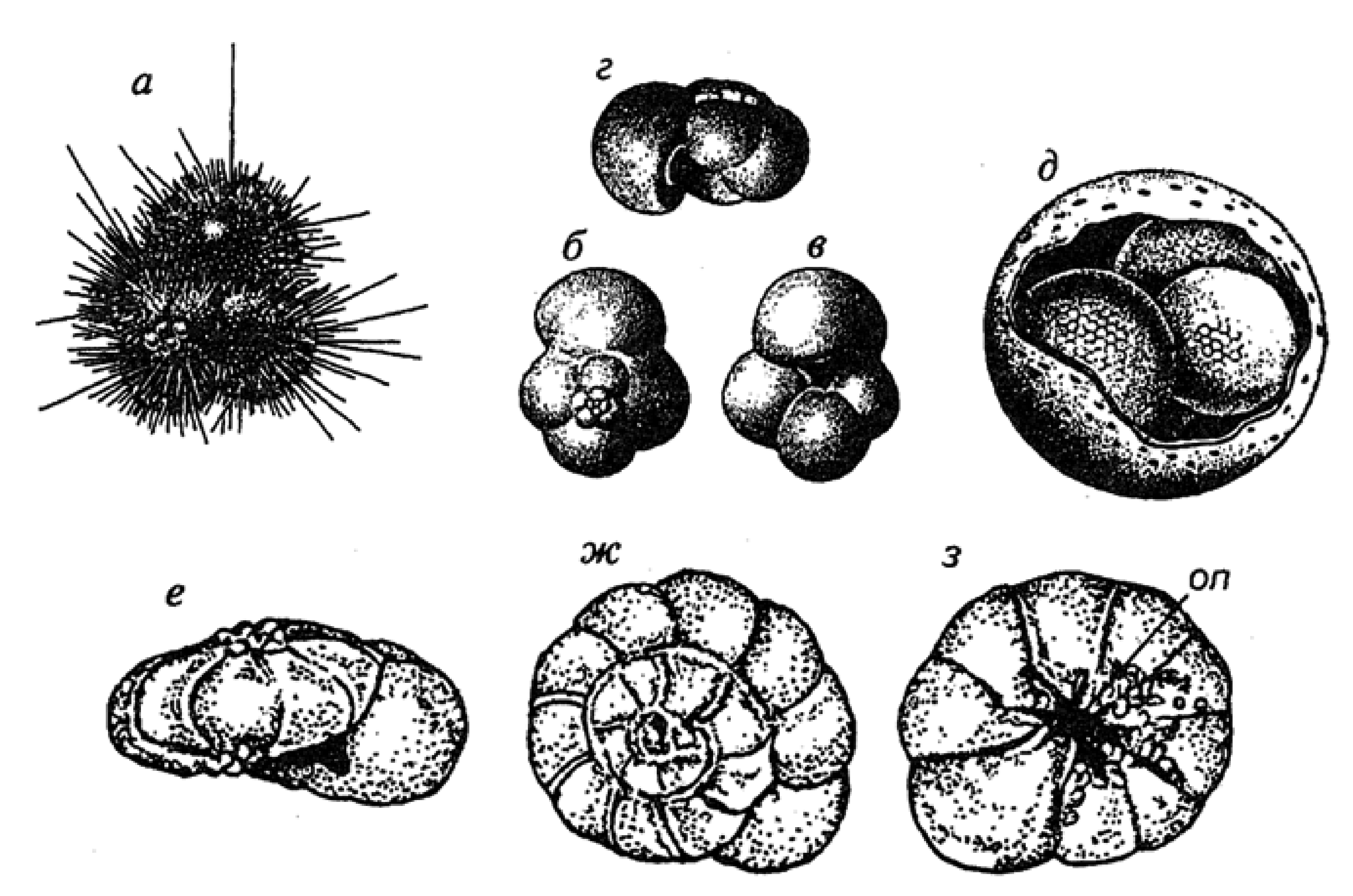


Рис. 89. Отряды Globigerinida (J_2–Q) и Rotaliida (T_2–Q)
а–г — Globigerina (₽–Q): *а* — современная форма с многочисленными шипами, *б–г* — ископаемая форма; *д* — Orbulina (N–Q); *е–з* — Ammonia (N–Q); увел. оп — открытый пупок

Отряд Nummulitida (K_2–Q). Раковина секреционная известковая, монетовидная (Д >> Т), спирально-плоскостная, обычно инволютная, сжатая по оси навивания, реже циклическая (рис. 90). Нуммулитиды являются наиболее крупными фораминиферами, их средние размеры 3–5 см, нередко и больше. Они вели бентосный свободный образ жизни, были породообразующими, дав начало нуммулитовым известнякам.

Современные фораминиферы обитают преимущественно в морях и океанах на всех глубинах и широтах, достигая максимального разнообразия в неритовой области тропических морей и океанов. Они ведут бентосный образ жизни, медленно передвигаясь по дну с помощью псевдоподий, реже свободно лежат на субстрате либо прикрепляются к нему; меньшинство фораминифер, и в первую очередь глобигериниды, обитают в планктоне.

Геологическая история фораминифер уходит своими корнями в докембрий. Формы, подобные Allogromiida и примитивным Astrorhizida и Ammodiscida, видимо, появились не позднее венда. В палеозое развивались два параллельных ствола: с кембрия жили агглютинированные формы — Astrorhizida и Ammodiscida; в силуре появляются секреционные известковые фораминиферы Lagenida. Наиболее важный отряд палеозойских вымерших фораминифер — Fusulinida — ограничен только поздним палеозоем (C–P),

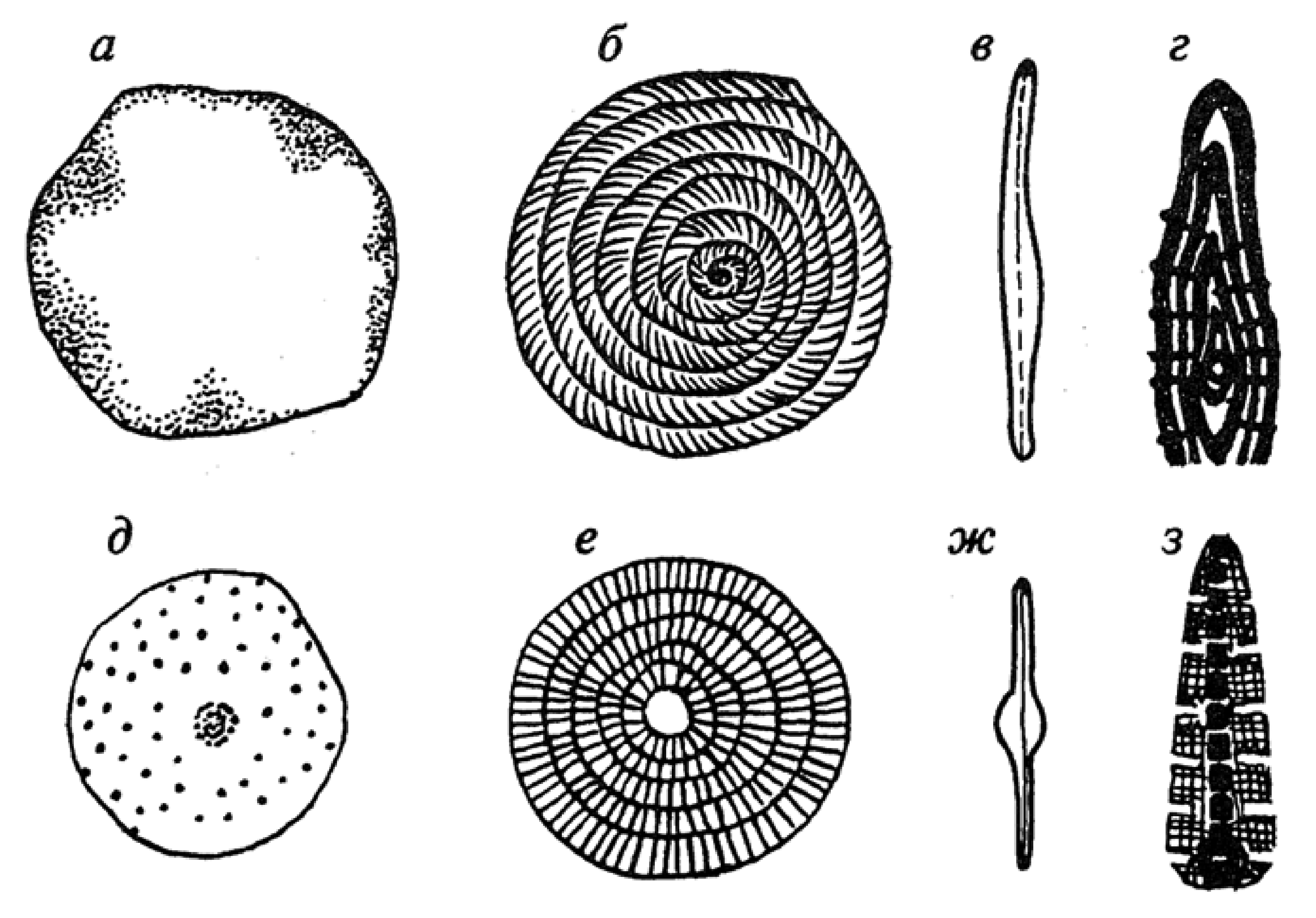


Рис. 90. Отряд Nummulitida (K_2–Q)
а–г — Nummulites (₽–N); *д–з* — Discocyclina ($₽_{1-2}$); *б, е* — поперечные и *г, з* — продольные сечения; нат. вел.

с карбона существует и Miliolida. Мезозойский этап характеризуется появлением в триасе Textulariida и Rotaliida, в юре — Globigerinida, представители последнего отряда смогли освоить пелагиаль. В позднем мелу возник отряд Nummulitida, палеогеновые нуммулитиды имели раковину до 10–15 см в диаметре и были «гигантами» среди саркодовых.

Класс Радиолярии. Classis Radiolaria

(лат. radiolus — лучик)

Класс Radiolaria представлен морскими планктонными саркодовыми с секреционным кремневым скелетом. Число современных видов оценивается в настоящее время примерно в 7000, тогда как число ископаемых приближается к 1000, т.е. первых известно в несколько раз больше, чем вторых.

Радиолярии устроены сложнее, чем фораминиферы. Их цитоплазма состоит из двух частей: экто- и эндоплазмы, разделенных органической центральной капсулой. В эндоплазме расположено ядро. В эктоплазме находятся симбионты — одноклеточные водоросли — зооксантеллы. Кроме того, в эктоплазме рассеяны включения слизи и жира, которые уменьшают удельный вес радиолярий и способствуют планктонному образу жизни. Размеры радиолярий колеблются от 40–50 мкм до 1 мм, т.е. в среднем они мельче, чем фораминиферы. От эктоплазмы радиально отходят длинные тонкие псевдоподии, имеющие опорную нить. Они служат для сбора и частичного переваривания пищи. Длинные псевдоподии увеличивают поверхность клетки при незначительном возрастании объема, что важно при планктонном образе жизни.

Скелет радиолярий состоит из аморфного кремнезема, он не сплошной, а сетчатый, ажурный, с иглами и шипами, максимально облегченный и приспособленный к парению в толще воды (рис. 91). Вместе с тем кремневый скелет достаточно прочен и успешно выполняет функцию защиты животного. Форма скелета радиолярий строго геометрична и удивительно разнообразна; иногда наблюдается несколько вложенных друг в друга сфер. У палеозойских форм имеется внутренний скелет, сходящийся в центральной капсуле.

В основу разделения радиолярий на отряды положены форма и строение скелета: многоосный шарообразный у Spumellaria (Є?, O–Q) и однородный шлемообразный у Nassellaria (T–Q). Радиолярии — стеногалинные организмы, они обитают на всех глубинах, вплоть до абиссали, ведут планктонный образ жизни, предпочитая тепловодные бассейны. Известны формы эврибатные,

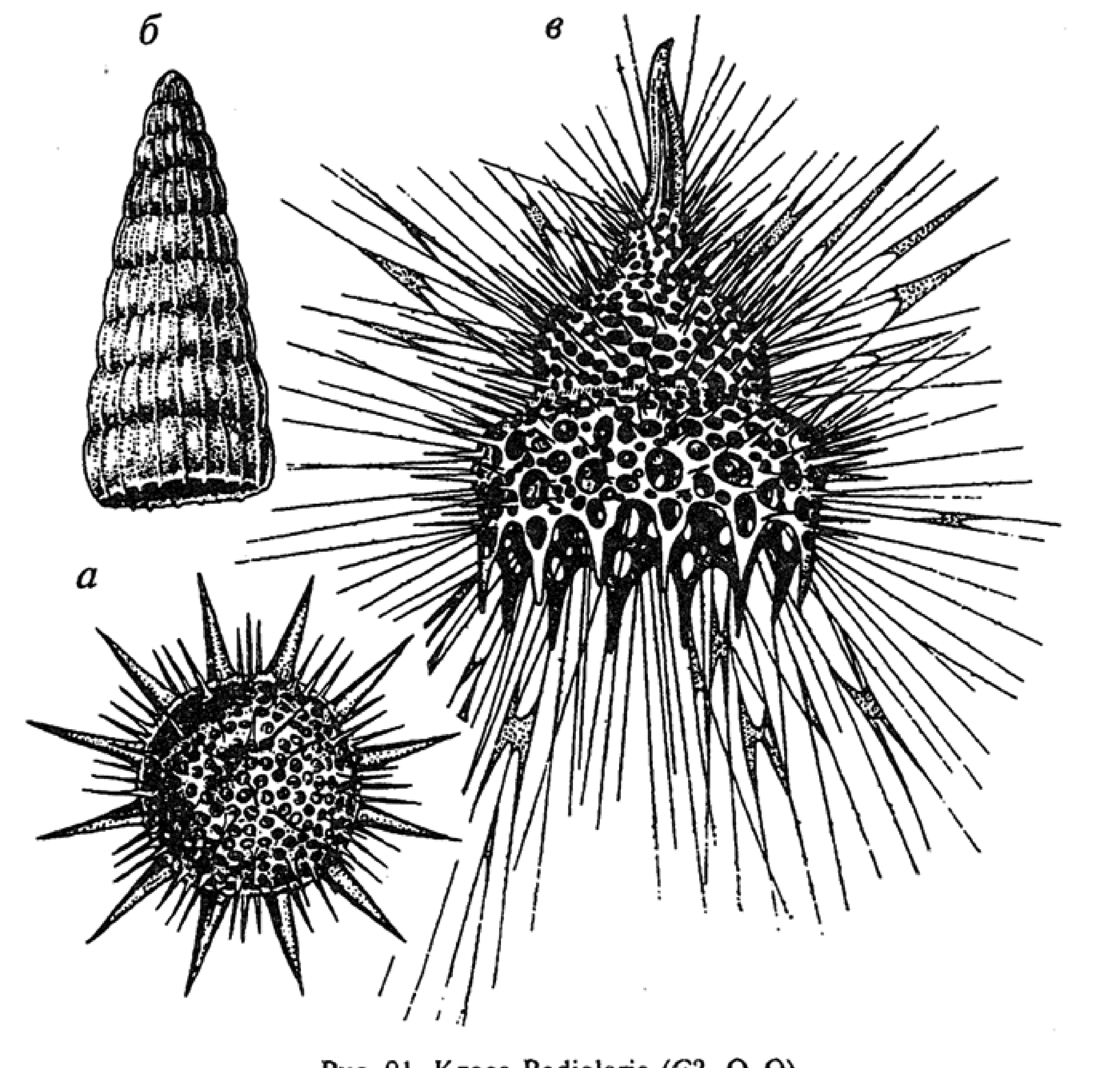


Рис. 91. Класс Radiolaria (Є?, O–Q)
а — отряд Spumellaria (Є?, O–Q), род Heliodiscus (Q); *б*, *в* — отряд Nassellaria (T–Q): *б* — Dictyomitra (K_2), *в* — Calocyclas (Q), видны шипообразные иглы и тонкие нитевидные псевдоподии

живущие на разных глубинах, и стенобатные, приуроченные к определенным глубинам. Для некоторых радиолярий характерны суточные миграции, ночью они могут подниматься к поверхности воды, а днем опускаться на глубины до 300 м и более. Миграции обусловлены периодами активной деятельности симбионтов — зооксантелл — в дневное и периодами покоя в ночное время. Ночью происходит накопление углеводорода и как результат этого «облегчение» и всплывание радиолярий к утру. Днем поглощается кислород, выделяемый симбионтами, что влечет «утяжеление» радиолярий и их погружение к ночи на глубину.

После смерти животного скелеты радиолярий опускаются на дно и входят в состав радиоляриевых илов. Кремневые породы, образованные в значительной степени скелетами радиолярий, носят название «радиоляриты»; кроме того, радиолярии при-

нимали участие в формировании таких кремневых пород, как яшмы, опоки и трепела.

Геологическая история радиолярий начинается с раннего палеозоя, недостоверные находки Spumellaria в кембрии и несомненные в ордовике позволяют утверждать, что радиолярии существовали на протяжении всего фанерозоя. Вместе с тем интервал существования Nassellaria дискуссионен и скорее всего ограничен мезокайнозоем.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUBREGNUM METAZOA

(греч. meta — между, после; zoa — животные)

К подцарству многоклеточных относятся животные, тело которых состоит из большого числа клеток, слагающих ткани и органы и выполняющих различные функции. По уровню строения Metazoa подразделяются на два надраздела: Parazoa — примитивные и Eumetazoa — настоящие многоклеточные.

НАДРАЗДЕЛ ПРИМИТИВНЫЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUPERDIVISIO PARAZOA

(греч. para — возле, рядом идущий; zoa — животные)

Примитивные многоклеточные не имеют стабильной дифференциации клеток как по морфологии и функции, так и по положению в теле животного (рис. 92). Поэтому у них отсутствуют ткани и органы, а в эмбриогенезе не формируются зародышевые

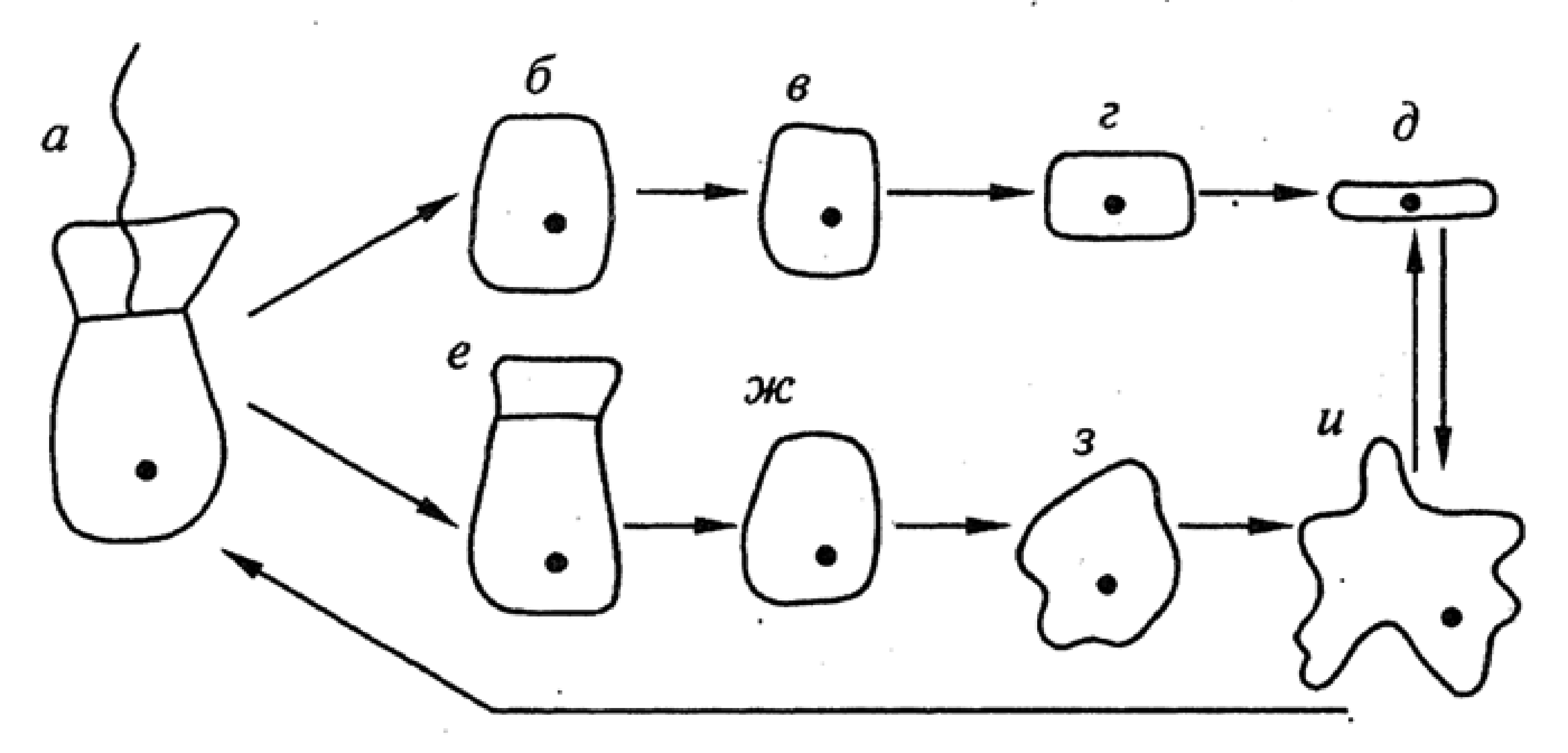


Рис. 92. Схема клеточных трансформаций у губок
а — жгутико-воротничковая клетка; *д* — покровная клетка; *и* — амёбовидная клетка; *б–г*, *е–з* — переходные варианты

листки. Это водные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Они являются фильтраторами и получают пищу вместе с током воды; им свойственно пристеночное и внутриклеточное пищеварение, что сближает этот надраздел с подцарством простейших. К надразделу Parazoa относятся два типа: Spongiata и Archaeocyathi; так как второй из названных типов является вымершим, то со строением мягкого тела примитивных многоклеточных можно познакомиться только на примере губковых.

ТИП ГУБКОВЫЕ. PHYLUM SPONGIATA

(греч. spongos — губка)

Тип губковых объединяет морских и пресноводных прикрепленных многоклеточных, скелет которых состоит из простых или различно соединенных между собой иголочек — спикул. Губковые — фильтраторы, их тело пронизано многочисленными каналами, которые снаружи и внутри открываются порами, с чем связано и другое название этого типа Porifera, или пороносцы. Тип губковых разделяется на три класса, один из которых — Spongia — является основным и насчитывает 10 000 видов, тогда как два других класса Sclerospongia и Sphinctozoa — представлены всего 300 видами. Нередко в состав губковых включают класс Receptaculita, который рассмотрен в конце систематической части среди групп неясного систематического положения.

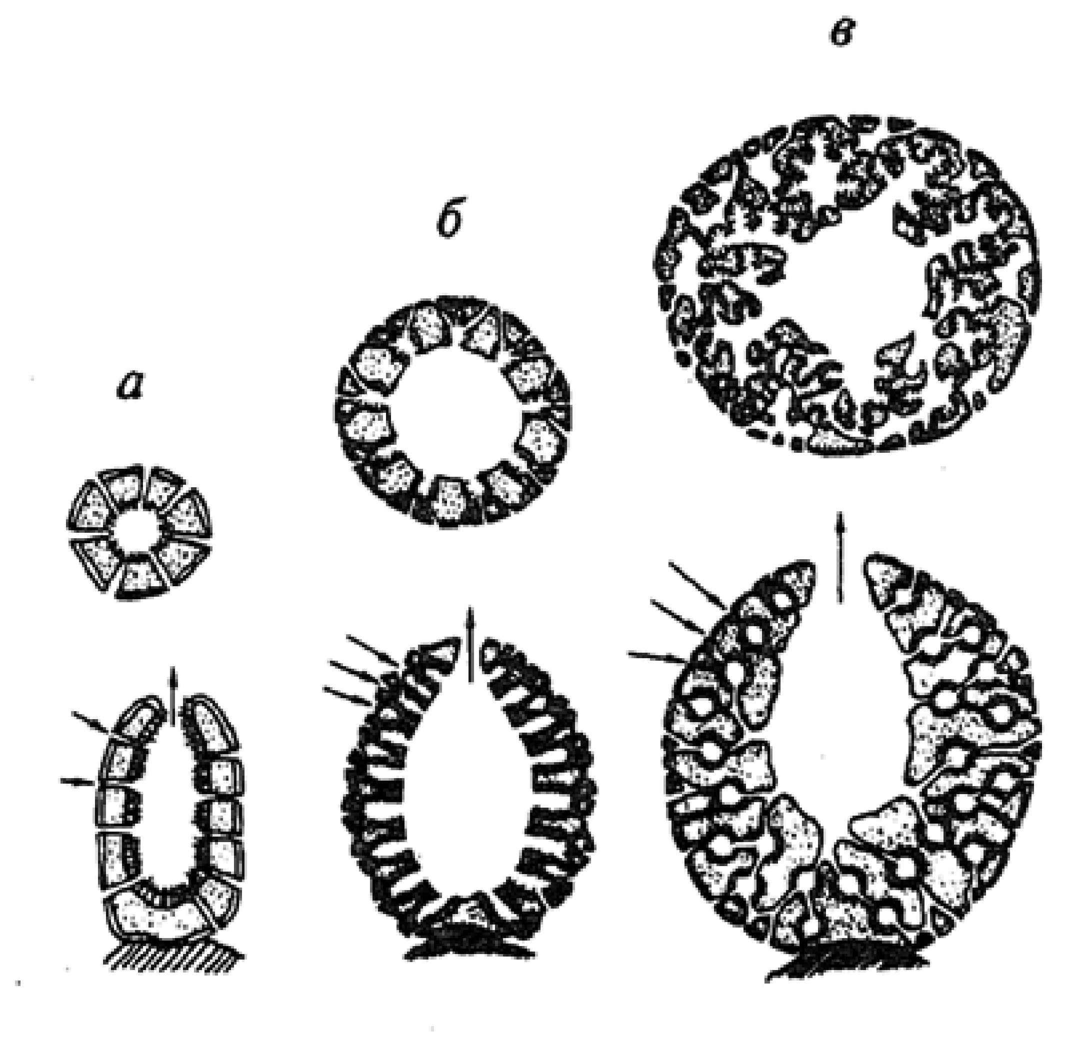
Класс Губки. Classis Spongia

(греч. spongos — губка)

Класс губок объединяет морские и пресноводные, одиночные и колониальные организмы, у которых нет обособленных тканей и органов. Они имеют шарообразную, кубковидную, грибовидную, цилиндрическую форму, но нередко это комко- или подушкообразные обрастания или наросты на твердом субстрате; их размеры колеблются от нескольких миллиметров до 1,5 м. Губки ведут прикрепленный образ жизни, реже свободно лежачий или зарывающийся (сверлильщики). Они получают пищу вместе с током воды, поэтому один из основных признаков этого класса — наличие системы каналов, пронизывающих тело животного. Эта система получила название водно-сосудистой, или ирригационной; по степени сложности ее выделяют три типа: аскон, сикон и лейкон (рис. 93).

Самый простой из названных типов — аскон (рис. 94). Стенка тела выстлана снаружи слоем плоских клеток, а изнутри — жгутико-воротничковыми клетками, или хоаноцитами. Каждая из

Рис. 93. Ирригационная система губок в продольном и поперечном сечениях
а — аскон, *б* — сикон, *в* — лейкон. Стрелками показаны направления тока воды



этих клеток снабжена длинным жгутиком и окаймлена вокруг него воротничком. Пространство между стенками заполнено студенистым бесструктурным веществом — мезоглеей — и пронизано простыми неразветвленными каналами. Свободная внутренняя (атриальная) полость имеет на вершине отверстие — устье. Постоянное винтообразное колебание жгутиков создает ток воды по каналам, при этом вода с пищевыми частицами поступает в тело губки через многочисленные вводные поры наружной стенки и выходит через более крупные поры внутренней стенки и далее через устье. По мере прохождения тока воды осуществляется не только питание, но и дыхание.

Ирригационная система типа сикон имеет более сложное строение, характеризуясь смещением жгутиково-воротничковых клеток с внутренней поверхности в радиально расположенные незамкнутые трубкообразные камеры.

Наиболее сложный лейконоидный тип отличается присутствием небольших замкнутых округлых камер, соединенных с наружной и внутренней сторонами тела системой разветвляющихся каналов. Жгутико-воротничковые клетки концентрируются в замкнутых камерах.

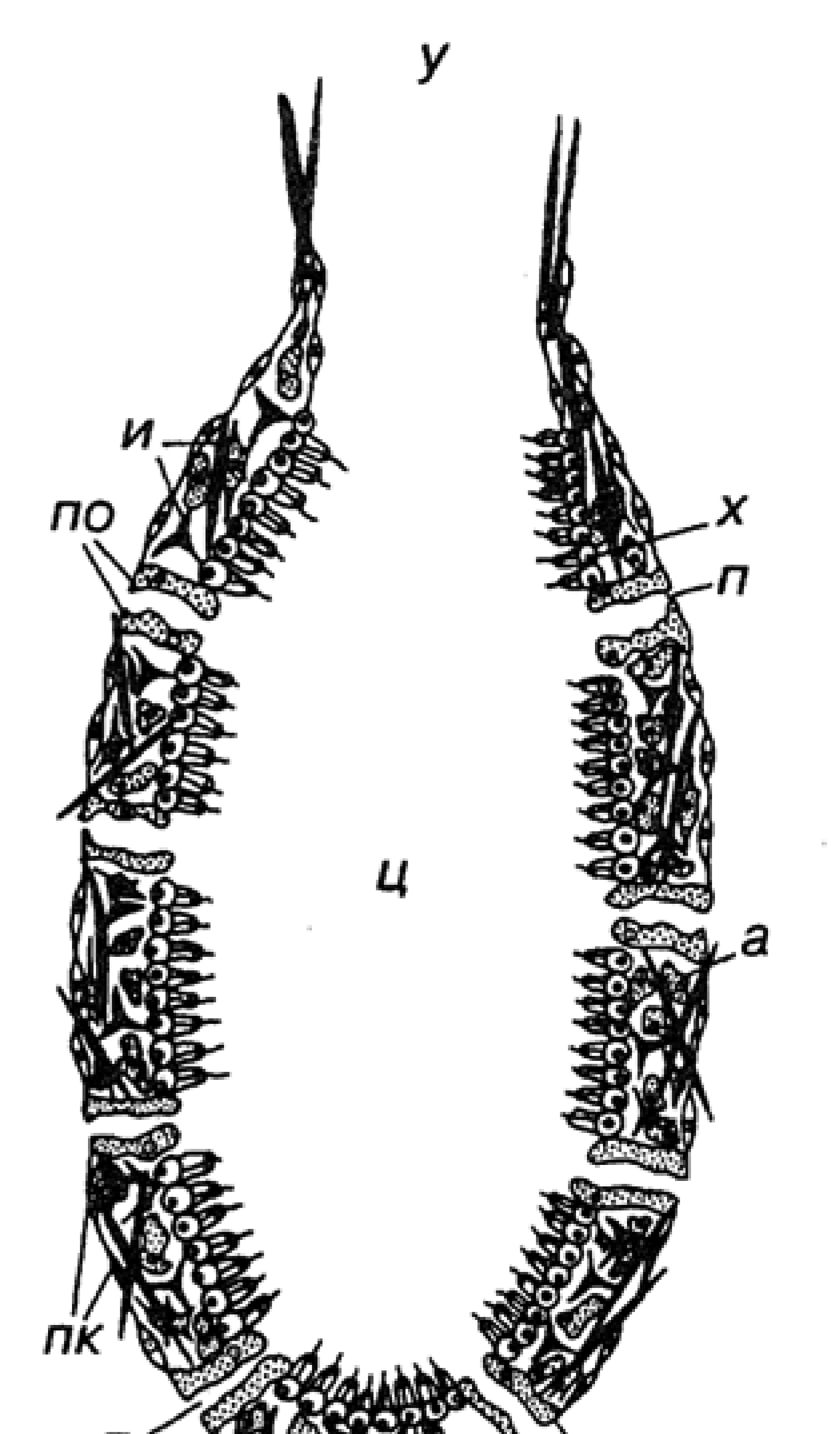
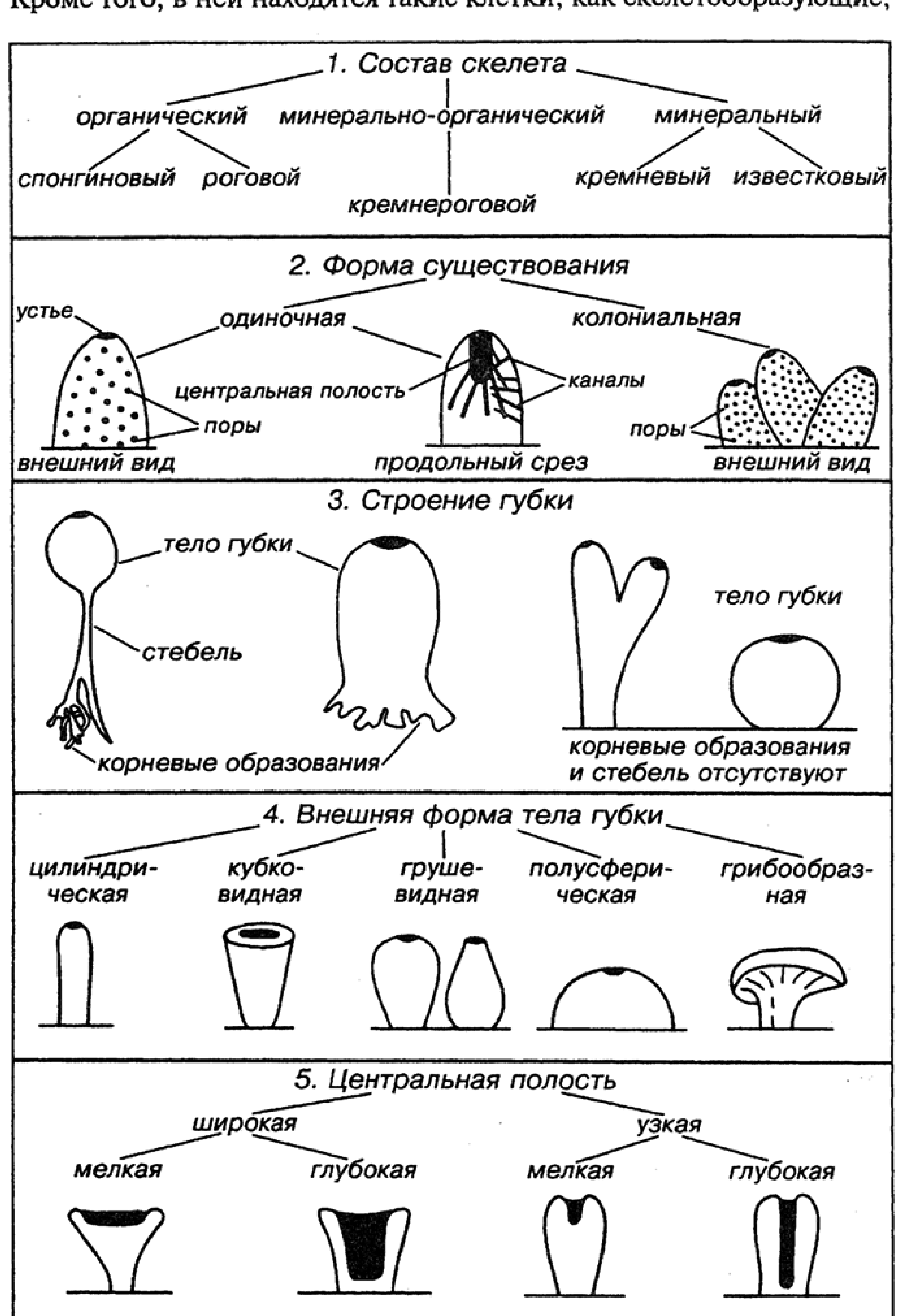


Рис. 94. Строение губки аскоидного типа
а — амёбовидные клетки, и — иглы-спикулы, п — поры, пк — покровные клетки, по — поровые клетки, у — устье, х — хоаноциты (жгутико-воротничковые клетки), ц — центральная полость

Скелет губок представлен иголочками — спикулами (лат. spiculum — острие, стрела), формирующимися в мезоглее. В образовании мезоглеи принимают участие выделения различных клеток. Кроме того, в ней находятся такие клетки, как скелетообразующие,



амёбовидные и др. Размеры, форма и состав спикул разнообразны. Они могут быть рассеяны в мезоглее, а могут срастаться между собой, образуя внутренний каркас — скелетную решетку, а снаружи — внешний уплотненный слой. Спикулы нередко выступают за пределы поверхности тела.

Состав скелета минеральный, органический или смешанный. Минеральный скелет подразделяется на известковый и кремневый. Форма минеральных спикул чрезвычайно разнообразна, среди них выделяются одно-, трех-, четырех- и многоосные. Внутри каждого из названных типов имеются дополнительные модификации. Органический скелет состоит из спонгина — белкового соединения, близкого к коллагену связок. Спонгиновый скелет имеет форму нитей, волокон или пленок.

Срастание спикул приводит к образованию скелетных решеток трех основных типов: фаретронной, диктиональной и литистидной. У первого типа спикулы известковые, у второго и третьего — кремневые. Внутри пространственной решетки могут быть рассеяны более мелкие спикулы. Они получили название «микросклеры» в противоположность более крупным — макросклерам.

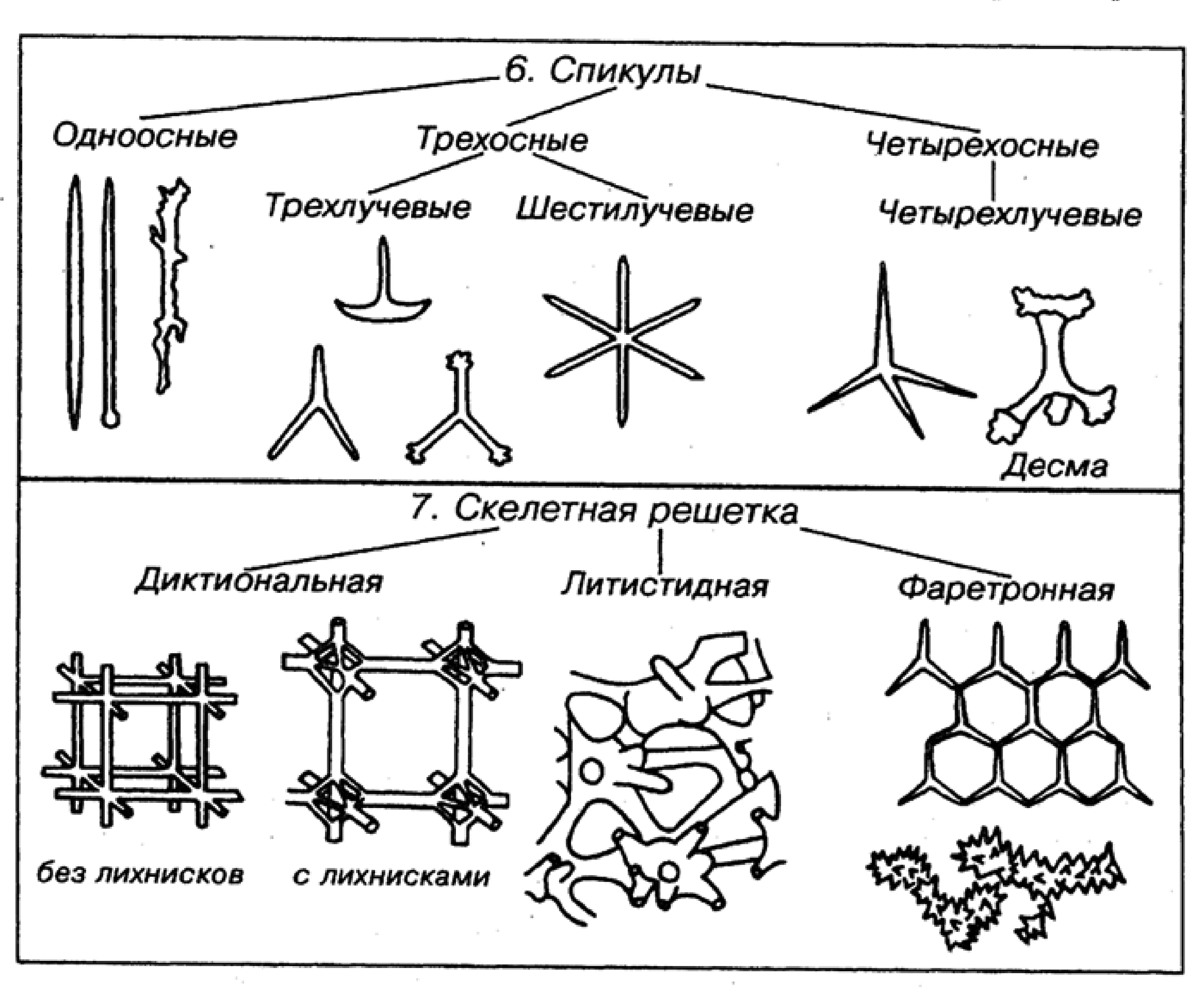


Рис. 95. Основные морфологические признаки губок

Форма микросклер более разнообразна, чем форма макросклер. При срастании спикул иногда происходит слияние их концов либо «склеивание» минеральных иголочек органическим веществом — спонгином, который может обволакивать минеральные спикулы снаружи. Поэтому у значительной части губок имеется смешанный кремнероговой скелет.

В современных водоемах губки обитают на различных глубинах от 0 до 5000 м и более, вплоть до ультраабиссали. К верхней части неритовой области приурочены губки, имеющие известковый скелет, наиболее глубоководные губки обладают диктиональным кремневым скелетом (стеклянные губки — Hyalospongia). Каркасный скелет, т.е. скелет из сросшихся спикул, имеют только 15% современных губок.

Систематика губок основана на составе скелета, форме спикул и типе пространственной решетки (рис. 95). Объем и название подклассов и отрядов до сих пор дискуссионны. Мы рассматриваем класс губок в составе двух подклассов Silicispongia и Calcispongia.

Подкласс Кремневые губки. Subclassis Silicispongia

(лат. silix, silicis — кремень; греч. spongos — губка)

К этому подклассу относятся одиночные и колониальные, прикрепленные или свободнолежащие формы. Скелет кремневый, а также агглютинированный, кремнероговой, роговой; имеется некоторое число бесскелетных форм. Строение скелета положено в основу выделения 4–6 отрядов, два из которых являются общепринятыми. Рифей?, кембрий — ныне.

Отряд Triaxonida (Є–Q). Развиты макро- и микросклеры. Макросклеры строят диктиональный скелет, состоящий из сросшихся трехосных, или шестилучевых, спикул (второе название отряда Hexactinellida). В местах срастания спикул могут присутствовать лихниски — дополнительные косые укрепляющие перекладины (рис. 96). Трехосные губки обитают только в морях нормальной солености, предпочитая глубины 500–1000 м, но могут встречаться в абиссали, денсали и ультраабиссали.

Отряд Tetraxonida (Є–Q). Развиты макро- и микросклеры. Макросклеры представлены четырех- и одноосными спикулами. У некоторых форм в местах их срастания возникают утолщения, что приводит к формированию прочной литистидной решетки. Это группа каменистых губок (греч. lithos — камень). Составляющие такой скелетной решетки — четырехосные спикулы с утолщениями на концах — называются *десмы* (рис. 97).

Рис. 96. Отряд Triaxonida (Є–Q)

а — Ventriculites (K_2), *б* — Etheridgea (K_2), *в* — диктиональная решетка с перекладинами — лихнисками (сильно увел.)

Рис. 97. Отряд Tetraxonida (Є–Q)

а, б — Siphonia (K_2); *в* — литистидная решетка (сильно увел.); *г, д* — створки устрицы, «изъеденные» сверлящими губками

Любопытны сверлящие губки рода Clione и близких к нему родов. Они поселяются в карбонатных породах, в отмерших кораллах, в толстостворчатых раковинах устриц и проделывают в них ходы и норы. Сверление, видимо, слагается из двух процессов: выделение углекислоты, «разрыхление» и «разъедание» карбонатной составляющей и постоянное отделение и удаление мельчайших частиц, осуществляемое постоянным током воды. Представители отряда Tetraxonida встречаются в бассейнах нормальной, реже пониженной солености, обычно в мелководье не глубже 600 м.

Подкласс Известковые губки. Subclassis Calcispongia

(лат. calx, calcis — мел, известь; греч. spongos — губка)

Имеются только макросклеры. Спикулы известковые: одноосные, трех- и четырехлучевые. Срастание спикул в фаретронную решетку сопровождается их слипанием в минеральные волокна (рис. 98). В основном морские, реже солоноватоводные губки, обитающие преимущественно в верхней сублиторали, реже они встречаются до глубин порядка 200 м. Силур?, девон — ныне.

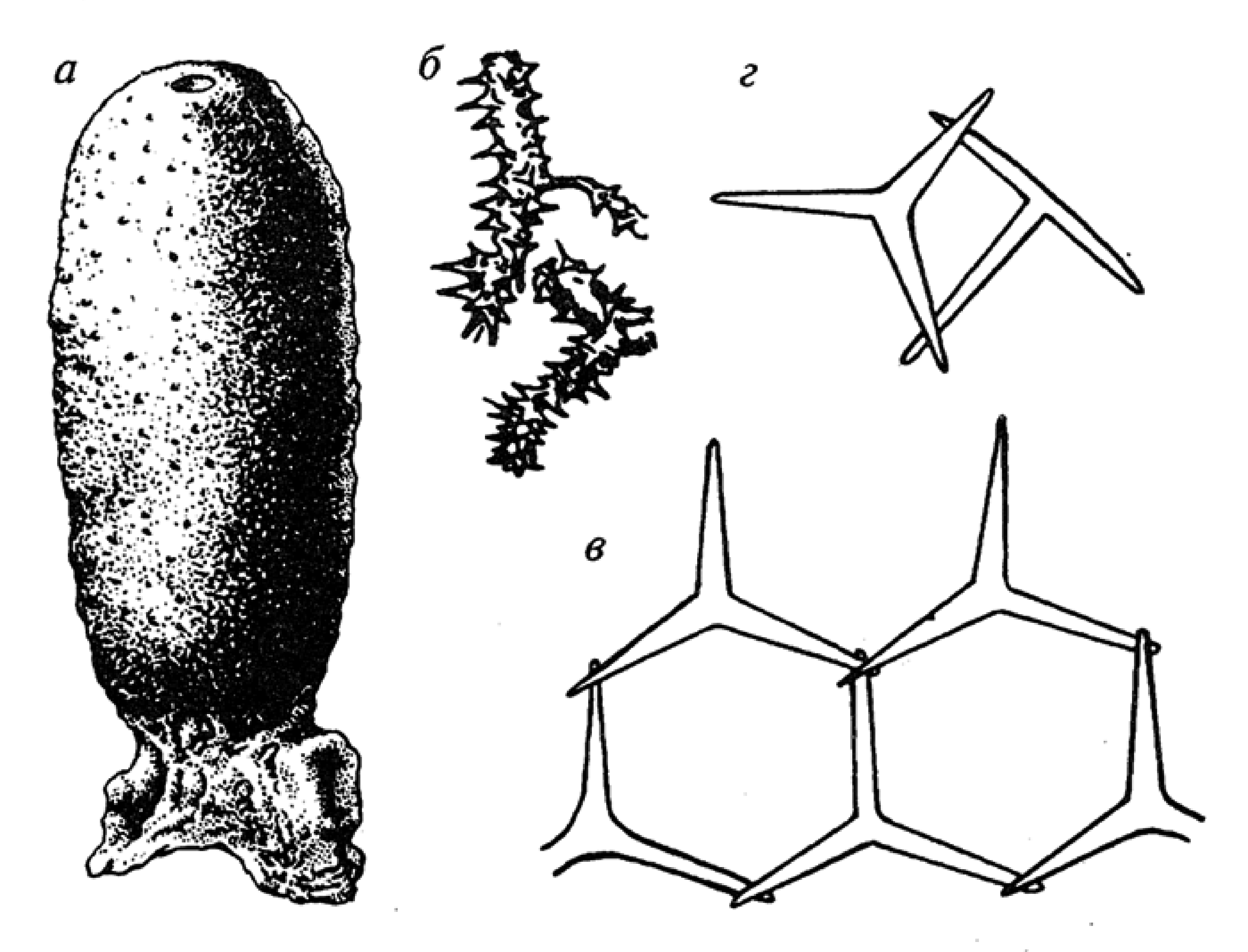


Рис. 98. Подкласс Calcispongia (S?, D–Q)
а — Peronidella (T–K); *б*, *в* — фаретронные решетки из «слипшихся» (*б*) и правильно сросшихся (*в*) трехлучевых спикул (сильно увел.); *г* — трехлучевые спикулы (сильно увел.)

Рассмотрение класса губок подтверждает, что по уровню организации и особенно по способу свойственного им внутриклеточного пищеварения и дыхания они стоят на самой низкой ступени эволюции многоклеточных. Наличие жгутико-воротничковых клеток, создающих ток воды через тело, свидетельствует о том, что предками губок были какие-то докембрийские жгутиковые из подцарства простейших. Некоторые считают губок колониальными протистами.

Достоверная геологическая история губок прослеживается начиная с кембрия, хотя, видимо, они возникли раньше. В рифее и венде найдены игольчатые образования, скорее всего они представляют собой спикулы докембрийских губок. Однако полной уверенности в этом нет, и поэтому они получили название «спикулиты». Не исключено, что эти кристаллические образования являются минералами. С кембрия и до настоящего времени существуют кремневые губки, тогда как известковые, видимо, появились в силуре, а несомненно датируются только с девона.

И в настоящее время и в прошлом губки могут и могли поселяться группами, заросли известковых губок нередко приурочены к рифам. Породообразующее значение губок определяется и тем, что кремневые губки и их спикулы участвуют в формировании современных осадков типа «стеклянного войлока», которые в процессе диагенеза трансформируются в кремневые породы (спонголит, яшма, трепел, опоки). Иногда выделяют губковые горизонты, например в верхнемеловых отложениях Русской плиты, где наблюдаются прослои, переполненные разнообразными по форме кремневыми губками.

Класс Склероспонгии. Classis Sclerospongia

(греч. scleros — твердый, жесткий; spongos — губка)

Современные склероспонгии, или коралловые губки, — это морские организмы небольших размеров, встреченные на глубинах до 200 м в подводных пещерах и гротах коралловых рифов. Строение мягкого тела типа «лейкон», т.е. приближается к такову подкласса Silicispongia. Скелет по химическому составу имеет три составляющих : карбонатную (арагонит), кремневую и органическую. Карбонатная составляющая представляет собой сплошную или слоисто-решетчатую массу либо систему микроскопических трубочек, в которые погружены органические волокна и кремневые спикулы; последние присутствуют не всегда (рис. 99).

Не исключено, что склероспонгии — группа сборная. Подобное строение скелета из капиллярных вертикальных трубочек

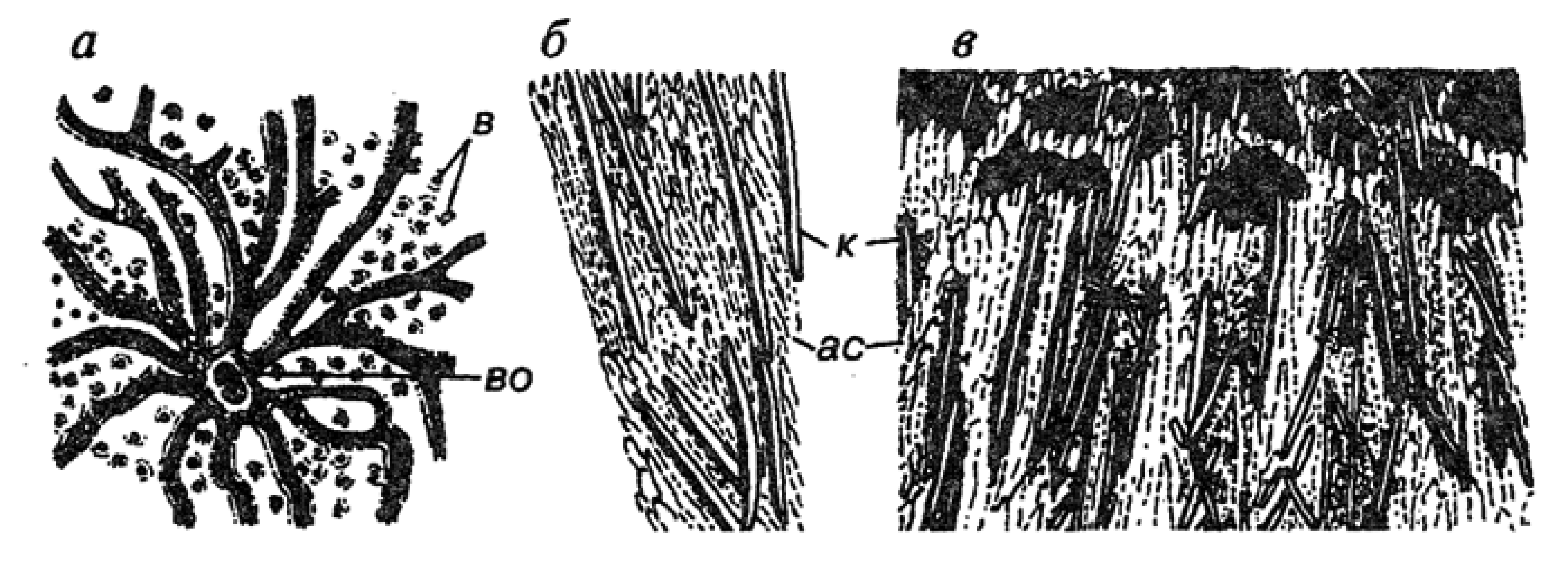


Рис. 99. Современные представители класса Sclerospongia (Hartman, Goreau, 1972) *а, б* — Stromatospongia: *а* — внешняя поверхность, *б* — продольное сечение; *в* — Ceratoporella, продольный скол. Сильно увел. ас — арагонитовый скелет, в — входящие поры, во — выводящее отверстие с каналами, к — кремневые спикулы

имеют табулятоморфные кораллы — хететоидеи, но у них присутствуют характерные элементы скелета — днища. Некоторое сходство со строматопоратами (см. ниже) обусловлено слоистым нарастанием и наличием у некоторых форм звездообразных («астроризальных») каналов. Есть точка зрения о том, что одноосные спикулы склероспонгий являются скелетными остатками симбионтов, т.е. мы наблюдаем результат сожительства известковых склероспонгий и каких-то кремневых губок.

Класс Сфинктозоа. Classis Sphinctozoa

(греч. sphinkter — сжимать; zoa — животные)

К этому классу относятся одиночные и колониальные организмы цилиндрической формы с закономерно расположенными поперечными пережимами. Наружная и внутренняя стенки пористые, между порами располагаются своеобразные известковые «спикулы». Эти образования напоминают трехлучевые спикулы класса Calcispongia. Пористость стенок и наличие «спикул» обусловили отнесение класса Sphinctozoa к типу Spongiata. Строение сфинктозоа на продольных разрезах (рис. 100) очень сходно с одно- и многокамерными археоциатами отряда Capsulocyathida. Поэтому имеется мнение о близости Sphinctozoa и археоциат, вплоть до включения их в одну группу.

Сфинктозоа известны в ископаемом состоянии со среднего кембрия до палеогена. Сравнительно недавно в Индийском океане был найден вид Vaceletia cripta, который, видимо, принадлежит данному классу, и в этом случае необходимо расширить интервал существования: $Є_2$–₽, Q?

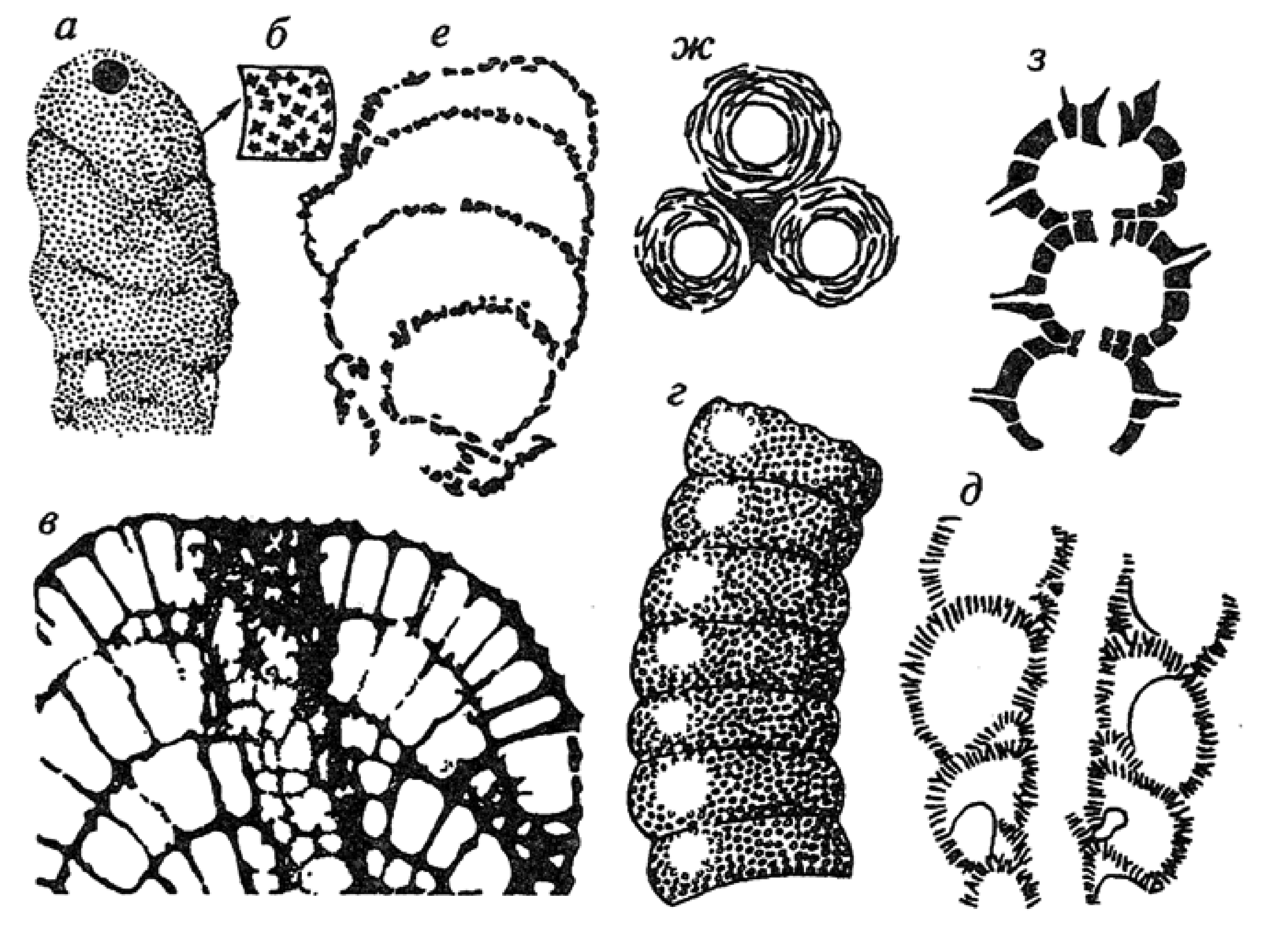


Рис. 100. Класс Sphinctozoa (Є$_2$–₽, Q?)

а–в — Vaceletia cripta (Vacelet), о. Новая Каледония, современная форма (сильно увел.) (Vacelet, 1977): *а* — внешний вид, *б* — неправильно-звездчатая форма пор, *в* — продольный разрез; *г, д* — Amblysiphonella (С–Т): *г* — внешний вид, *д* — продольный разрез; *е* — Waagenella (Р–Т), продольный разрез; *ж* — схема строения наружной стенки Sphinctozoa с порами и трехлучевыми «спикулами» между ними; *з* — схема строения рода Angulongia (O$_3$) (Webby, Rigby, 1985)

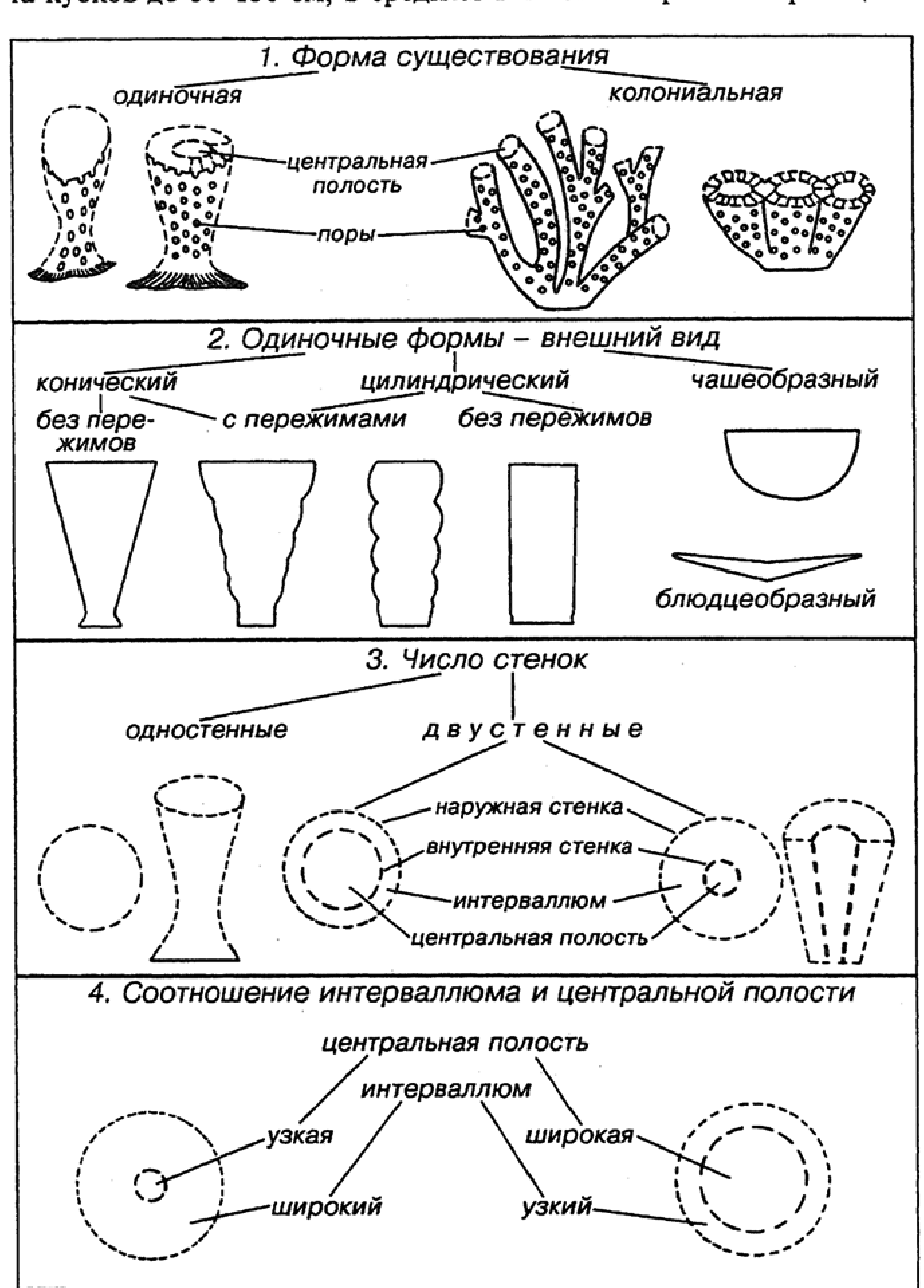
ТИП АРХЕОЦИАТЫ. PHYLUM ARCHAEOCYATHI

(греч. archaios — древний, первый; cyathus — небольшой кубок)

Археоциаты — вымершие раннекембрийские морские одиночные и колониальные прикрепленные организмы губкоподобного облика. Скелет состоял из одной или двух известковых пористых стенок и соединяющих их элементов (рис. 101). Как и у губок, поры наружной стенки меньше, чем поры внутренней стенки. Пористость сближает археоциат с губками. В отличие от губок скелет археоциат не спикульный, а зернистый и только известковый. Состав скелета, текстура известковых зерен и общая конструкция скелета сближают археоциат с классом сфинктозоа типа губковых. Хотя мы не имеем сведений о строении мягкого тела археоциат, они совместно с типом губковых включены в надраздел Parazoa — примитивные многоклеточные. Подобно губковым археоциаты находились на низшей ступени эволюции многоклеточных.

По способу питания они были фильтраторами и составляли основную часть неподвижного бентоса раннего кембрия.

Форма одиночных археоциат разнообразна: коническая или почти цилиндрическая, блюдцеобразная, иногда может быть мешковидной. Диаметр кубка обычно несколько сантиметров. Высота кубков до 30–150 см; в среднем 1–3 см. В строении археоциат



принимают участие стенки (две, реже только одна), горизонтальные и вертикальные элементы, заполняющие пространство между двумя стенками (интервалюм) и образующие интерсептальные камеры, имеется центральная полость.

Археоциат изучают в шлифах, целостное представление о строении скелета дает сочетание продольного и поперечного разрезов или косопродольные срезы. Вертикальные элементы представлены септами и тениями, а горизонтальные — днищами. Септы — радиальные, как правило пористые, перегородки. Тении в отличие от септ чаще всего искривлены. Днища бывают простые и гребенчатые. Простые днища являются ситовидно прободенными горизонтальными пластинками, расположенными, как правило, равномерно. Гребенчатые днища, находящиеся в одной горизонтальной плоскости, состоят из валика, опоясывающего по периметру́ интерсептум, и шипиков. Шипики отходят от валика перпендикулярно к плоскостям стенок и перегородок. При отсутствии названных вертикальных и горизонтальных элементов в интерваллюме могут наблюдаться редкие изолированные радиальные стерженьки, идущие от стенок, или сложная система стерженьков,

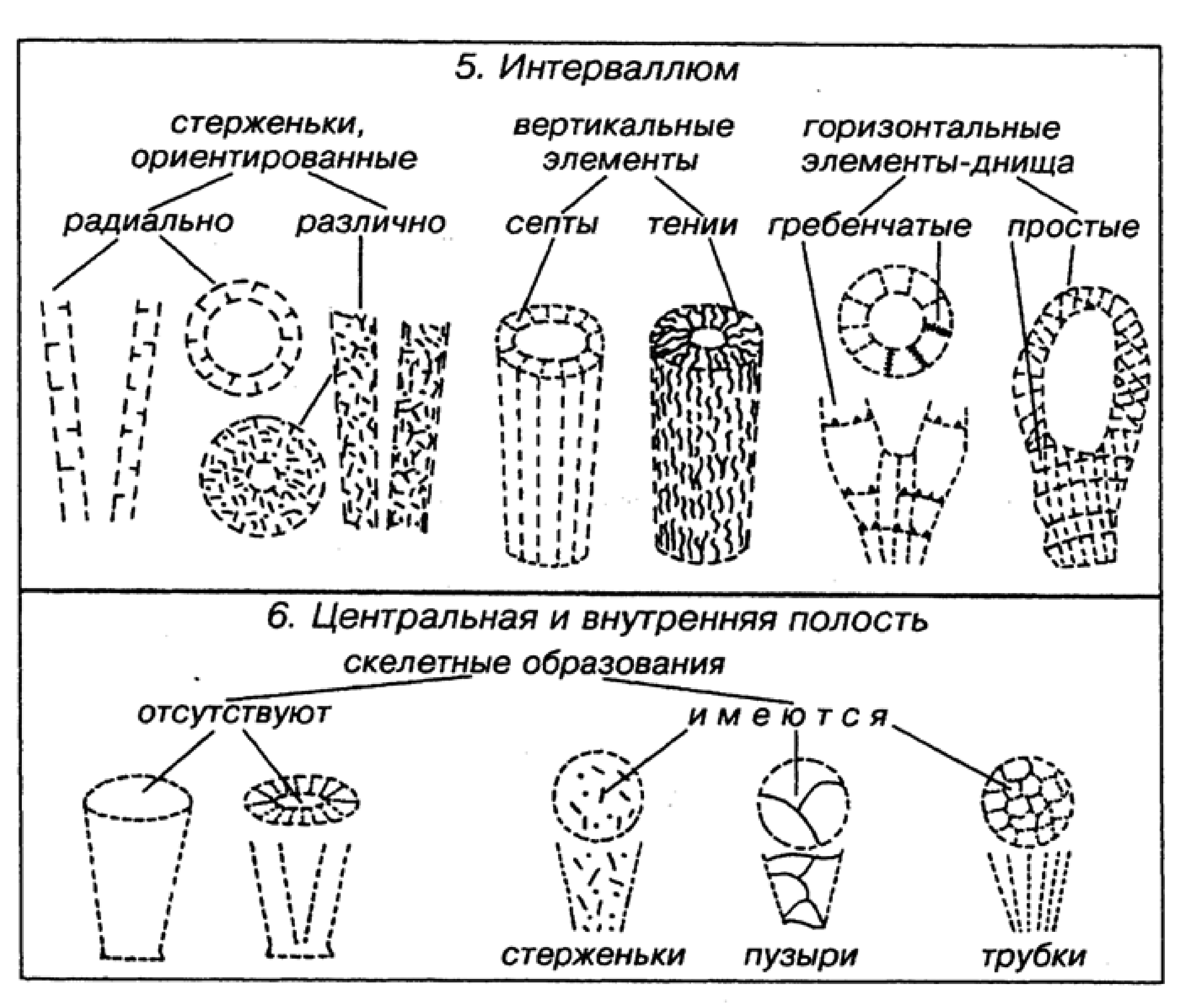


Рис. 101. Основные морфологические признаки археоциат

состоящая из вертикальных, горизонтальных и радиальных элементов. На продольном и поперечном разрезах в последнем случае наблюдается сочетание пунктирных линий и точек. В интерваллюме могли быть развиты и расположенные венчиками трубки.

Для классификации археоциат существенное значение имеют строение стенок, а также число пор на наружной и внутренней стенках между соседними септами или тениями (интерсептум). У одно- и двустенных археоциат центральная полость свободна, но иногда может быть заполнена различными скелетными элементами: пузырями, трубками, стерженьками.

По строению интерваллюма и характеру онтогенеза тип Archaeocyathi разделяется на два класса: правильные и неправильные.

Класс Правильные археоциаты. Classis Regulares

(лат. regulares — правильный)

К этому классу относятся одно- и двустенные археоциаты с радиальными простыми стерженьками или различным сочетанием септ и днищ в интерваллюме. Выделяется три отряда. Ранний кембрий.

Отряд Monocyathida. Наиболее просто устроенные археоциаты, у которых имеется только одна пористая стенка (рис. 102).

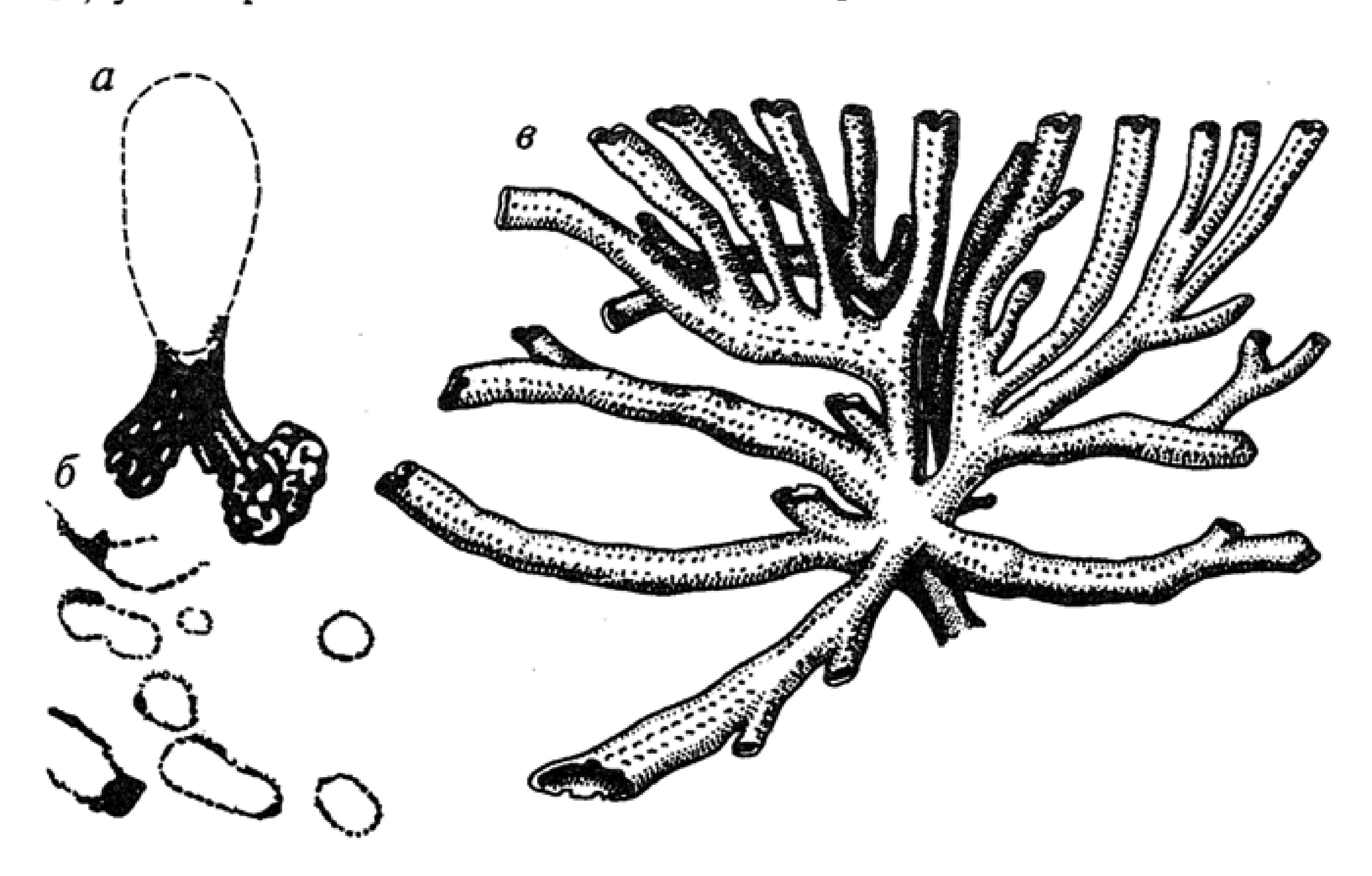


Рис. 102. Класс Regulares (Є$_1$)
Отряд Monocyathida (Є$_1$), род Archaeolynthus: *а* — продольное сечение одиночного кубка, *б* — поперечное и скошенное сечения колонии, *в* — реконструкция ветвистой колонии

Организмы одиночные или колониальные; кубки конические и цилиндрические прикрепляются к дну каблучком прирастания и корнеподобными выростами.

Отряд Ajacicyathida. Археоциаты двустенные (рис. 103). Интерваллюм заполнен либо только радиальными стерженьками, либо только септами, либо септами и днищами. Внутренняя стенка в подавляющем большинстве случаев толще наружной. Организмы одиночные, реже колониальные; кубки преимущественно конические или цилиндрические, реже блюдце- и грибообразные; иногда наблюдаются поперечные пережимы.

Отряд Capsulocyathida. Кубки двустенные, одно- или многокамерные (рис. 104), очень сходные с таковыми у Sphinctozoa. Обе стенки плавно переходят без перерыва в приподнятые днищеподобные образования. Внутренняя стенка вогнутого (инвагинационного) типа, что особенно наглядно видно у однокамерных форм. В интерваллюме многокамерных кубков могут присутствовать радиальные перегородки. Организмы одиночные, реже колониальные; форма кубков от субсферической и мешковидной у однокамерных до конической у многокамерных.

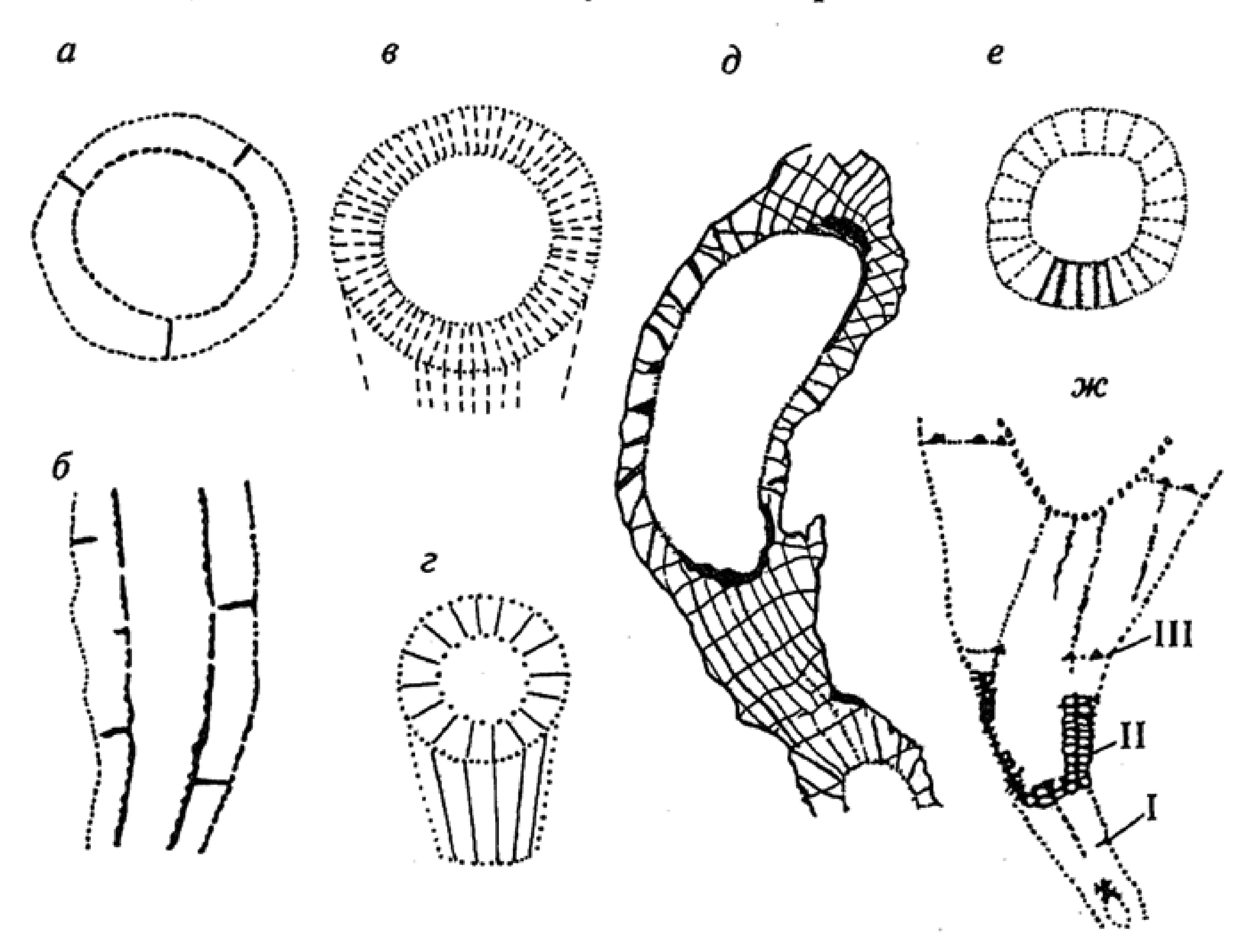


Рис. 103. Класс Regulares (Є_1)
Отряд Ajacicyathida (Є_1): *а, б* — Dokidocyathus; *в* — Aldanocyathus; *г* — Ajacicyathus; *д* — Erismacoscinus; *е, ж* — Nochoroicyathus. I — стадия рода Dokidocyathus, II — стадия рода Aldanocyathus, III — стадия рода Nochoroicyathus

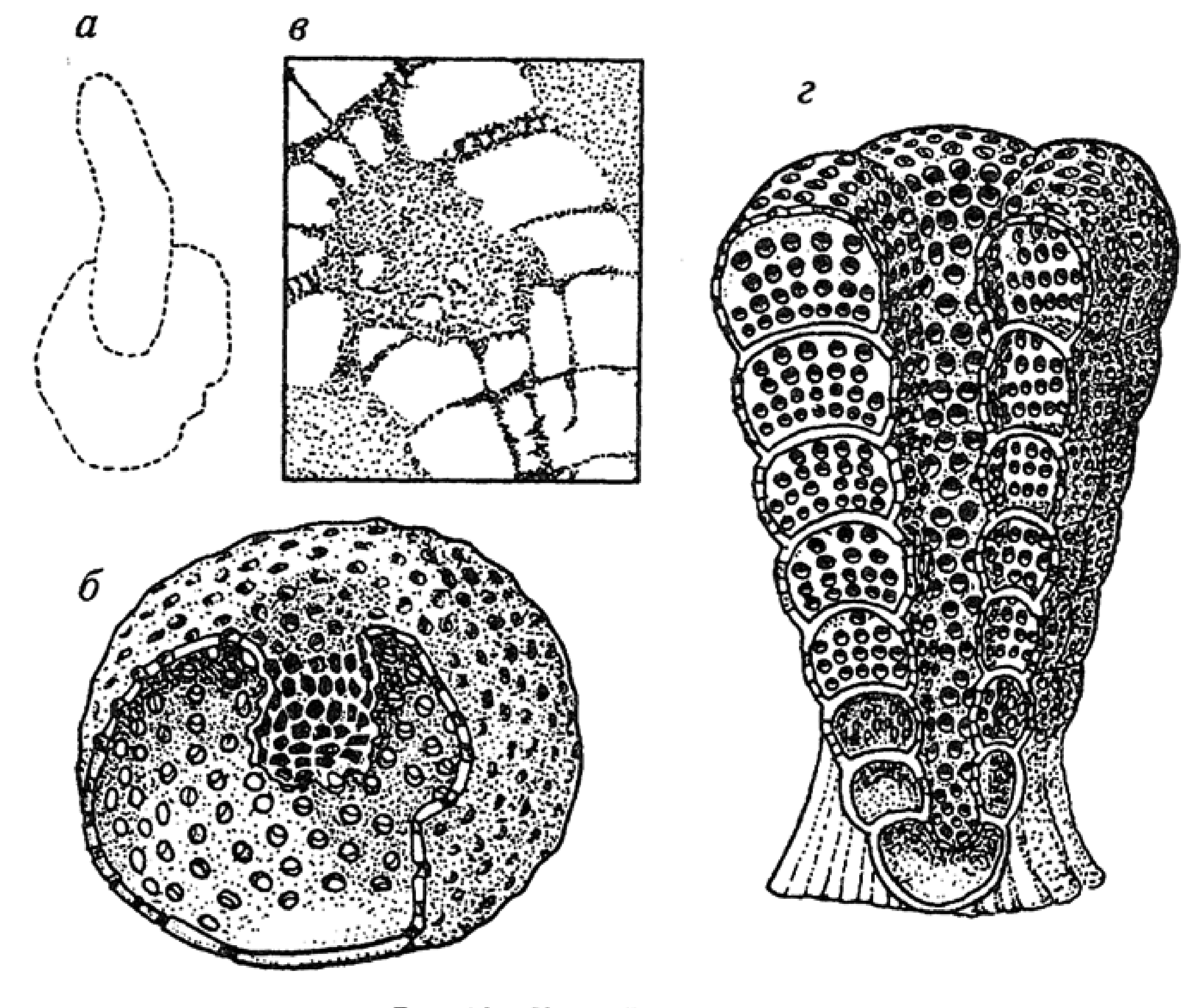


Рис. 104. Класс Regulares (ϵ_1)
Отряд Capsulocyathida (ϵ_1): *а*, *б* — Capsulocyathus, шлиф (*а*) и реконструкция (*б*); *в*, *г* — Coscinocyathus, шлиф (*в*) и реконструкция (*г*)

Класс Неправильные археоциаты. Classis Irregulares

(лат. irregulares — неправильный)

К этому классу относятся двустенные археоциаты, интерваллюм которых заполнен системой стерженьков, тениями или полигональными трубками, а центральная полость нередко осложнена дополнительными скелетными элементами. Организмы одиночные, реже колониальные. Класс разделяется на три отряда: Dictyocyathida, Archaeocyathida, Syringocnematida. Ранний кембрий.

Отряд Dictyocyathida. Двустенные стерженьковые одиночные или колониальные археоциаты, интерваллюм которых заполнен системой стерженьков; могут присутствовать днища и пузырчатая ткань (рис. 105). Центральная полость иногда с трубками.

Отряд Archaeocyathida. Двустенные тениальные археоциаты, интерваллюм которых заполнен тениями, могут присутствовать днища, а также мелкие пластинчатые образования (фолии) или горизонтальные палочковидные межстенные перемычки (тигны).

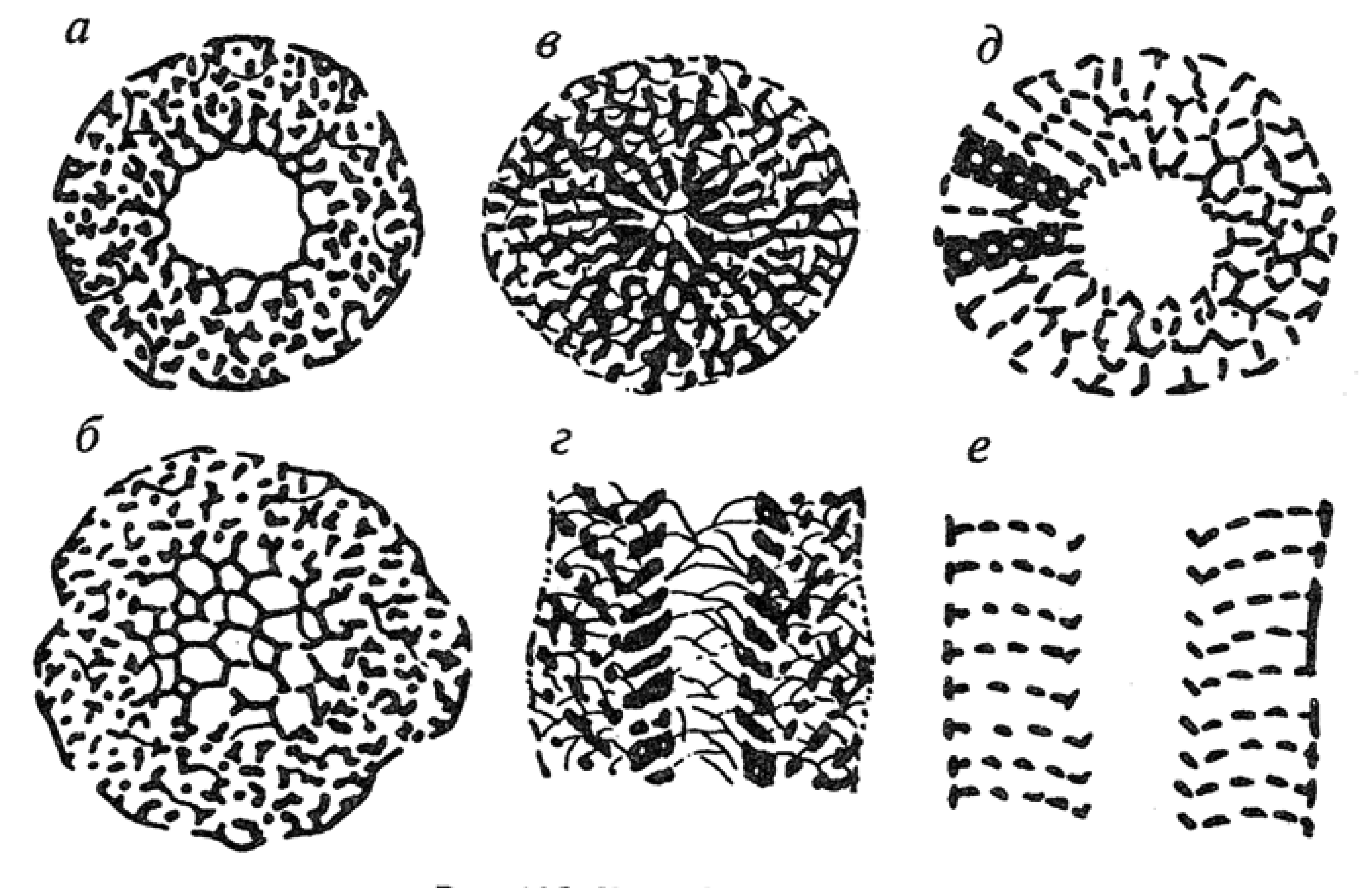


Рис. 105. Класс Irregulares ($Є_1$)
а, б — Dictyocyathus; *в, г* — Archaeocyathus; *д, е* — Pseudosyringocnema

Центральная полость свободна или заполнена пузырчатой тканью (см. рис. 105).

Отряд Syringocnematida. Немногочисленная группа археоциат, интерваллюм которых был заполнен полигональными пористыми трубчатыми образованиями (см. рис. 105).

В скелете каждой особи археоциат выделяется несколько морфологических стадий развития. Одностенные формы сначала имеют непористую, а затем пористую стенку. Двустенные археоциаты непременно проходят стадию одностенного кубка. Появление второй стенки, обособление интерваллюма и заложение в нем скелетных элементов у правильных и неправильных археоциат показаны на рис. 12.

Археоциаты, подобно губкам, были неподвижными бентосными организмами, населявшими прежде всего небольшие глубины (до 20–50 м), на которых наблюдалось наибольшее биоразнообразие. О неподвижном прикрепленном образе жизни свидетельствует каблучок прирастания — расширение в нижней части кубка — и корневидные образования. Прикрепление к другим кубкам могло происходить и боковой стороной кубка. Иногда археоциаты свободно лежали на дне (особенно мешковидные и блюдцеобразные формы).

При оптимальных условиях археоциаты образовывали каркасные поселения, а поэтому они являлись первыми древнейшими животными-рифостроителями. Росту органогенных построек

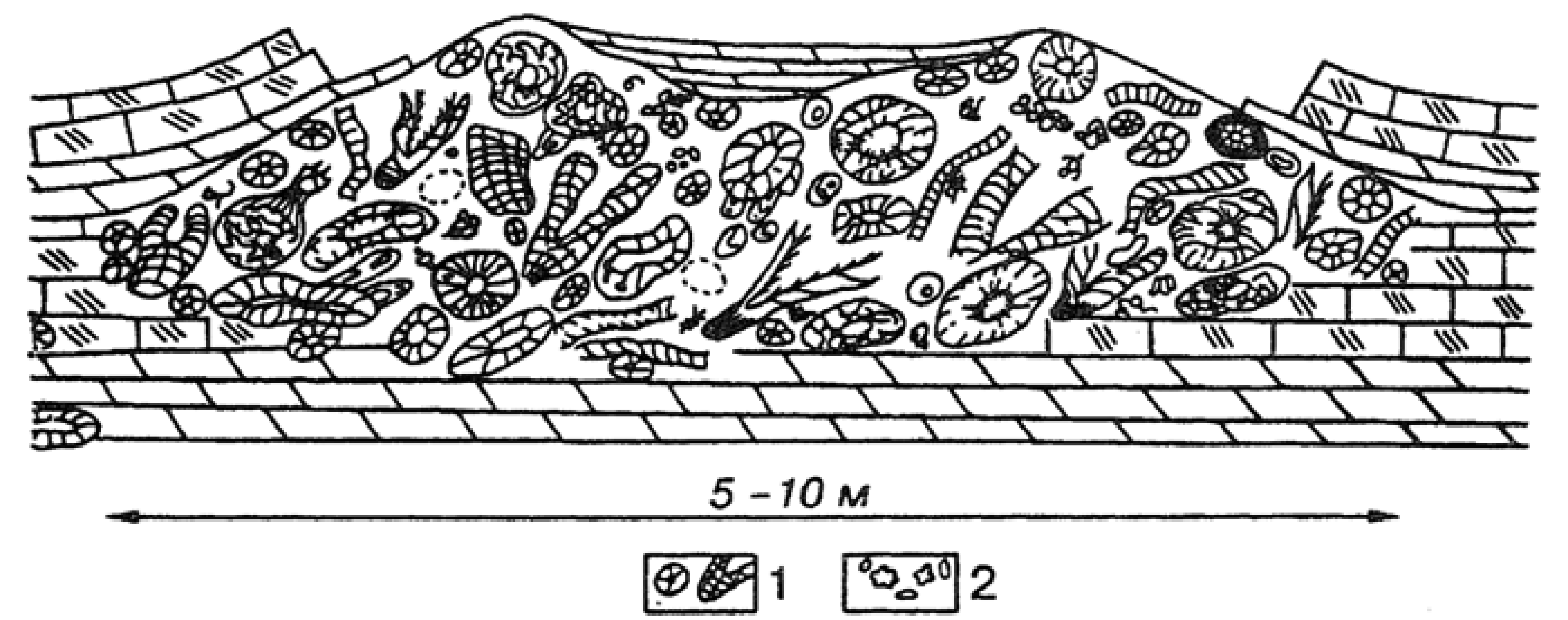


Рис. 106. Органогенные постройки археоциат
Археоциатовый известняк, состоящий из многочисленных археоциат (1) и более редких цианобионтов рода Renalcis (2). Ранний кембрий. Сибирская платформа, р. Лена (Журавлева, Зеленов, 1955)

способствовало сосуществование археоциат с цианобионтами, причем в одних случаях преобладали археоциаты, а в других — цианобионты (рис. 106).

Постройки археоциат во многих случаях служили основой для формирования известняков, последующая перекристаллизация которых нередко завершалась мраморизацией. Поэтому археоциатовые известняки часто используются в качестве строительного, в частности отделочного облицовочного, материала.

Археоциаты впервые были описаны во второй половине прошлого века и в середине нашего века обособлены в самостоятельный тип. Примитивность строения и происхождение губковых и археоциат, скорее всего от единой предковой группы, сказались на том, что эти два типа, несомненно, имеют ряд сходных признаков. Видимо, в связи с этим в последние годы возрождается мнение о понижении археоциат до ранга класса и включения их в тип Spongiata (= Porifera).

Геологическая история археоциат стремительна. Появившись в начале раннего кембрия, они именно в эту эпоху испытали расцвет и в конце ее практически вымерли. Однако формы, сходные с археоциатами, установлены в отложениях верхнего кембрия. Широкое распространение археоциат в отложениях нижнего кембрия различных, иногда достаточно удаленных районов определило большое значение этой группы как для расчленения разрезов, так и для их сопоставления между собой. Кроме того, пространственное прослеживание археоциатовых органогенных построек дает возможность (с известной долей условности) намечать положение береговой линии и выделять климатические пояса.

НАДРАЗДЕЛ НАСТОЯЩИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ. SUPERDIVISIO EUMETAZOA

(греч. eu — хорошо, настоящий; meta — между, после; zoa — животные)

Настоящие многоклеточные обладают стабильной дифференциацией клеток, у них имеются ткани и органы, в эмбриогенезе закладываются два или три зародышевых листка. Для этих животных характерно внеклеточное «резервуарное» пищеварение, происходящее в единой пищеварительной полости либо в серии полостей, образующих пищеварительную систему. При таком типе пищеварения размер поглощаемых пищевых частиц не зависит от размеров клетки, что повышает кормовую базу, а отсюда и все метаболические и физиологические процессы. Внутриклеточное и пристеночное пищеварение сохраняется по-прежнему.

Надраздел Eumetazoa в соответствии с типом симметрии и числом зародышевых листков рассматривается в составе двух разделов. К первому относятся животные, обладающие радиальной симметрией и имеющие в эмбриогенезе два зародышевых листка. Ко второму разделу принадлежат организмы, для которых характерны двусторонняя симметрия и закладка в эмбриогенезе трех зародышевых листков. Двухслойные находятся на более низкой ступени, чем трехслойные, поэтому нередко говорится о низших и высших настоящих многоклеточных.

РАЗДЕЛ РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЕ, ИЛИ ДВУХСЛОЙНЫЕ. DIVISIO RADIATA, ИЛИ DIBLASTICA

(лат. radius — луч, радиус; греч. di, dis — два, дважды; blastos — росток, бутон)

Двухслойные в подавляющем большинстве радиально-симметричные животные. Пищеварительная система слепая, с единственным отверстием. К этому разделу принадлежат два типа: Стрекающие и Гребневики, — отличающиеся присутствием стрекательных капсул у первого типа и отсутствием таковых у второго. До недавнего времени названные животные рассматривались в ранге подтипов в составе одного типа кишечнополостных.

ТИП СТРЕКАЮЩИЕ. PHYLUM CNIDARIA

(греч. cnidos — нить)

К типу книдарий, или стрекающих, относятся многочисленные разнообразные животные, среди которых наиболее известны гидры, медузы и кораллы. Они ведут планктонный или бентосный неподвижный, преимущественно прикрепленный образ жизни,

поселяясь колониями или в одиночку. Это исключительно водные, чаще морские, реже солоноватоводные или пресноводные организмы. Бентосные формы обитают на всех глубинах, вплоть до абиссали. Форма тела различна. У зародыша закладывается два слоя клеток: эктодерма и энтодерма. За счет эктодермы у взрослой особи возникает эпидермальный слой, состоящий из мышечных, нервных, стрекательных, скелетообразующих и других клеток. За счет энтодермы образуется внутренний гастральный слой, состоящий в основном из разнообразных пищеварительных клеток. У взрослого животного между эпидермальным и гастральным слоями формируется бесструктурная студенистая прослойка — мезоглея, образующаяся за счет клеточных выделений и внедрения различных клеток экто- и энтодермального происхождения.

Во взрослом состоянии книдарии представлены двумя жизненными формами: полипами и медузами. Медузы имеют вид зонтика, колокола или гриба, а одиночные полипы чаще всего мешковидной формы (рис. 107). Колонии полипов разнообразной формы; они, как правило, полиморфные, так как состоят из особей различного строения, выполняющих различные функции. Полипы — организмы донные, в основном прикрепленные, в редких случаях могут вести планктонный образ жизни, например сифонофоры, или передвигаться по дну, например гидра и

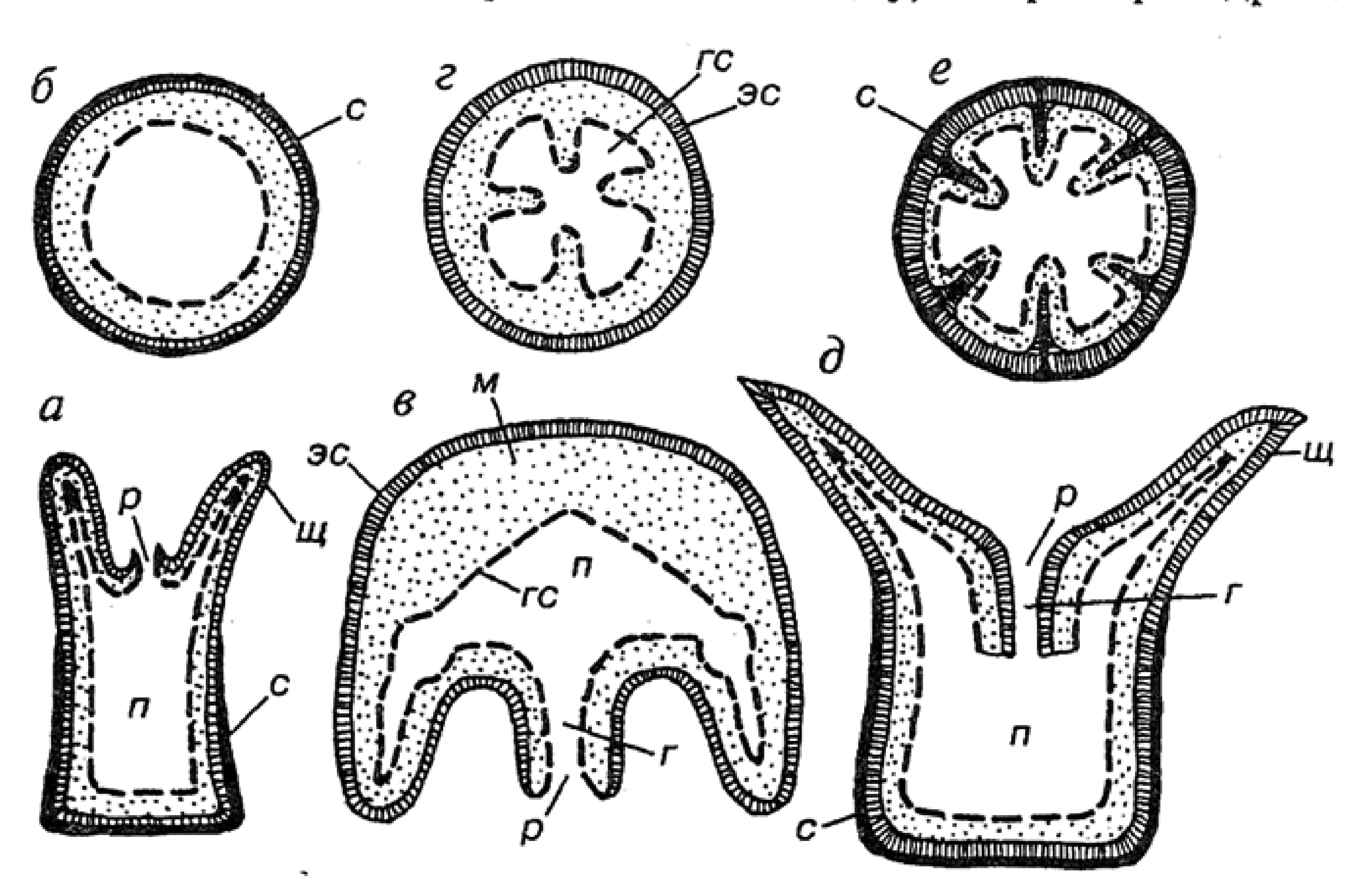


Рис. 107. Продольное и поперечное сечения гидроидного полипа (*а*, *б*), сцифоидной медузы (*в*, *г*) и кораллового полипа (*д*, *е*)
г — глотка, гс — гастральный (внутренний) слой, м — мезоглея, п — пищеварительная полость, р — рот, с — скелет, щ — щупальца, эс — эпидермальный (наружный) слой

актинии. Многие полипы имеют скелет: минеральный (известковый) или органический (хитиновый и протеиновый), реже агглютинированный. Медузы — организмы планктонные, в виде исключения встречаются сидячие донные формы.

У книдарий имеется пять функциональных систем: пищеварительная, мышечная, нервная, половая, скелетная. Такие системы, как выделительная, кровеносная и другие, отсутствуют. Собственно пищеварительная полость в эволюции царства животных впервые появляется именно у книдарий, поэтому долгое время этот тип назывался Coelenterata (греч. koilos — полный; enteron — кишка, внутренности) — кишечнополостные. Пищеварительная полость мешковидная, складчатая или нескладчатая. В нее ведет единое ротовое отверстие, которое выполняет функцию и ротового и анального. Ротовое отверстие полипов и медуз окружено щупальцами, число которых может достигать 100; они образуют один или несколько циклов. Щупальца — с большим количеством стрекающих капсул, каждая из них имеет внутри спирально свернутую нить с острием на конце. При защите и нападении нить молниеносно разворачивается и, внедряясь, как гарпун, в тело жертвы, парализует ее. С помощью щупалец пища передается ко рту.

Тип стрекающих подразделяется на три класса: Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa, — отличающихся между собой многими признаками, но в первую очередь строением пищеварительной системы и особенностями размножения.

Книдарии размножаются половым и бесполым путем. В первом случае после образования половых продуктов и оплодотворения начинается процесс дробления яйцеклетки и возникает двухслойная планктонная личинка — планула. Потом планула оседает на дно и начинает расти полип. Бесполое размножение происходит двумя основными способами: делением и почкованием. При делении происходит регенерация (восстановление) недостающих частей, в результате чего появляются новые особи. При почковании на различных участках животного возникают выросты — почки, дальнейший рост которых приводит к формированию нового индивидуума. Результатом бесполого размножения является образование колоний полипов. С бесполым размножением также связано возникновение медуз.

Половые продукты образуются либо непосредственно у полипа, что свойственно классу Anthozoa, либо у медуз, что присуще как Scyphozoa, так и Hydrozoa. У двух последних классов наблюдается чередование полового и бесполого поколений: полипов и медуз.

Геологическая история книдарий начинается с бесскелетных вендских Hydrozoa, возможно, в венде появились Scyphozoa и Anthozoa, хотя достоверное начало Anthozoa — кембрийский период. В настоящее время предложено выделять несколько вымерших групп, объем и ранг которых проблематичны (Cyclozoa, Protomedusae, Hydroconozoa, Eoanthozoa и др.).

Класс Гидроидные. Classis Hydrozoa

(греч. hydra — водяной змей; zoa — животные)

Наиболее примитивный класс книдарий, у которого гастральная полость нескладчатая; глотка отсутствует, а ротовое отверстие сразу открывается в пищеварительную полость. Половые продукты эктодермального происхождения, они находятся в эпидермальном слое. Полный жизненный цикл представлен полипами и медузами. Чередование поколений показано на рис. 108. У полипа за счет бокового почкования образуются медузы. Гидроидные

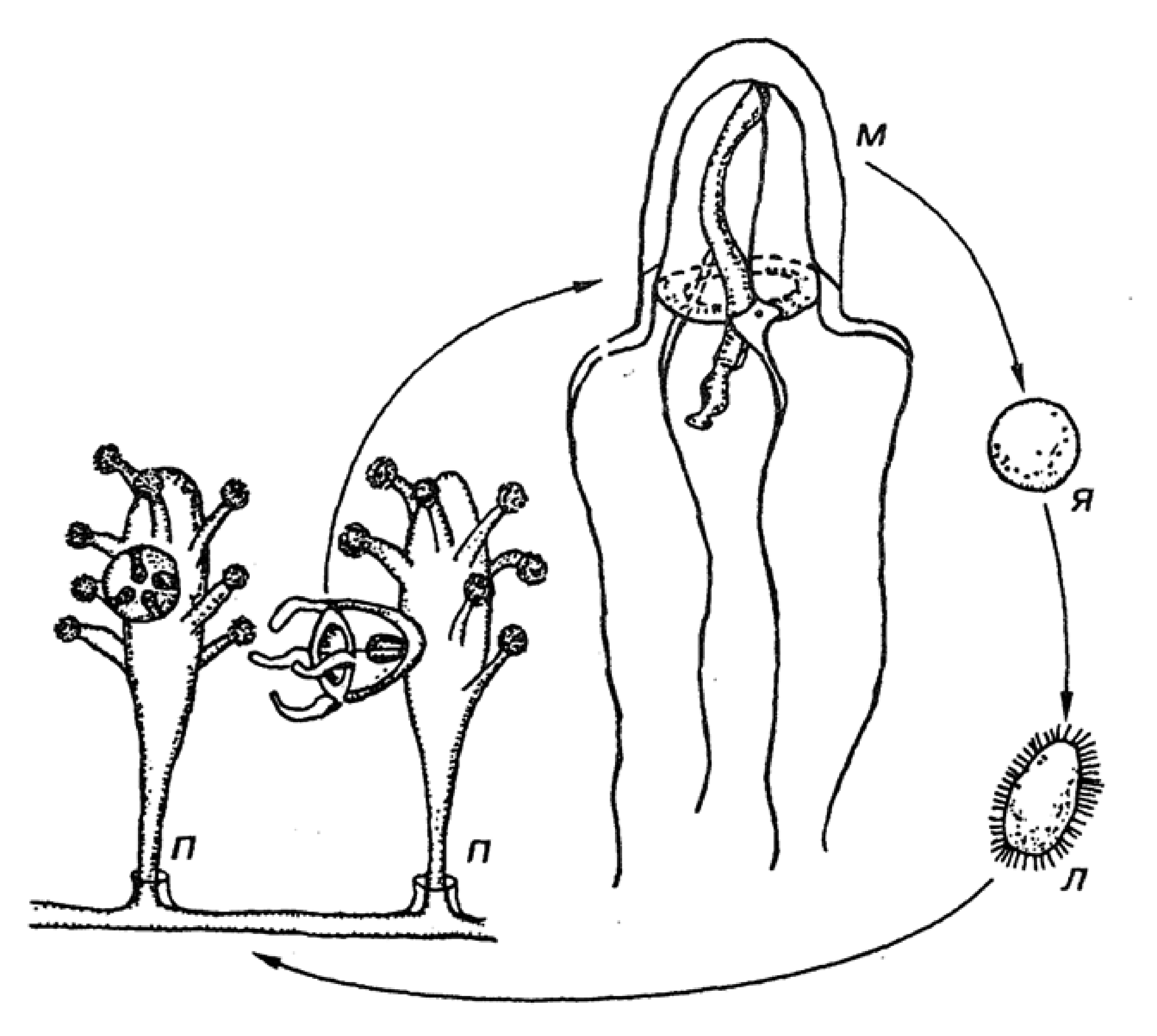


Рис. 108. Схема жизненного цикла гидроидных (Наумов, 1960)
л — личинка, м — медуза, п — полип, я — яйцо

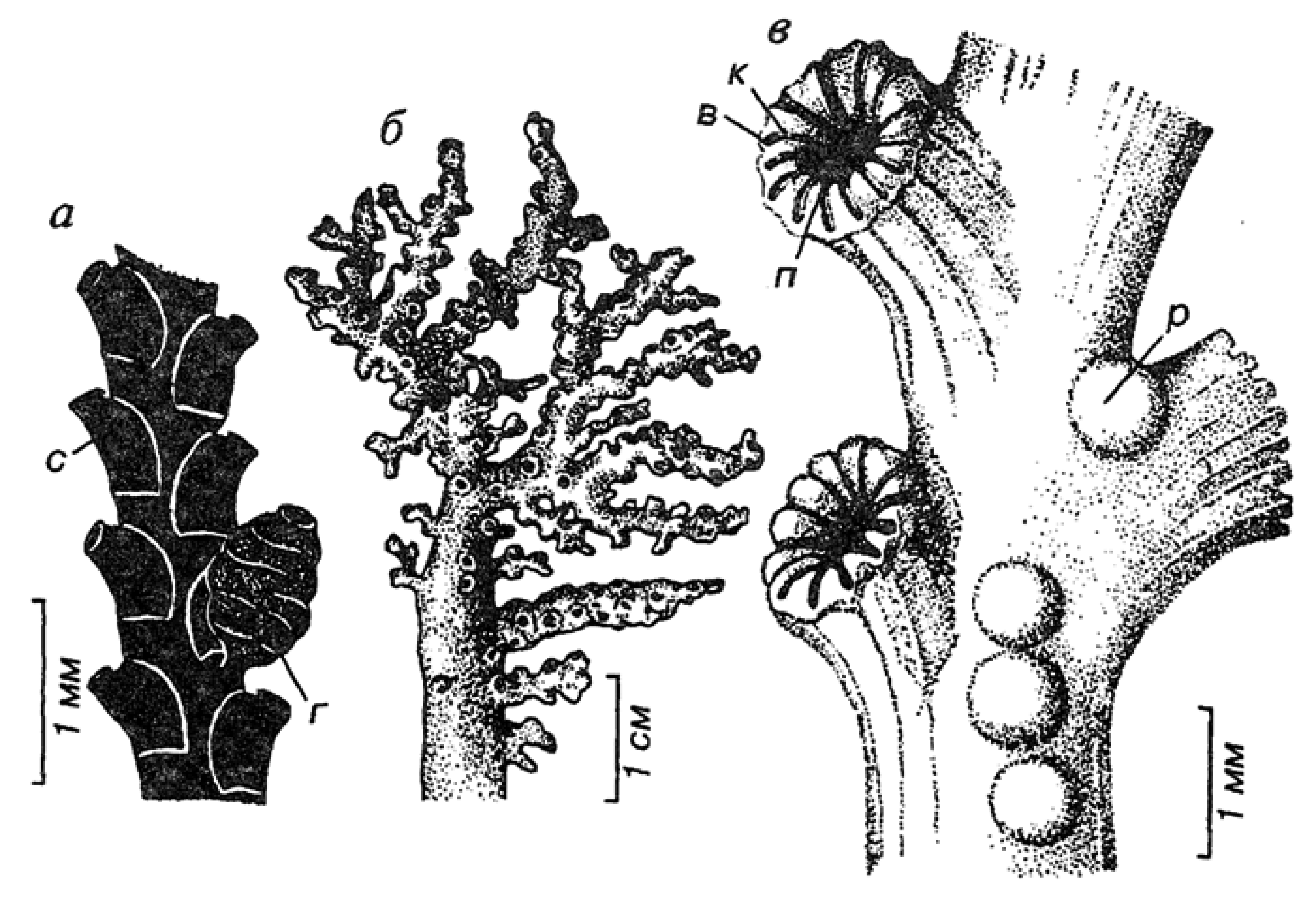


Рис. 109. Класс Hydrozoa (V–Q) (Наумов, 1960)
а — веточка современной хитиноидной колонии гидроидей; *б*, *в* — веточки современных известковых колоний. в — полость от особи-воина, г — скелет особи размножения, к — каналы сообщения, п — полость от особи питания, р — внешняя поверхность полости, где находились продукты размножения и молодые медузки, с — скелет особи питания

медузы мелкие, их размер в среднем 1–3 см, но не более 10 см в поперечнике, край колокола подвернут внизу и образует перепонку — так называемый «парус». Гидроидные полипы маленьких размеров — не более 5 мм. Высота бентосных колоний до 25 см, но планктонные сифонофоры могут достигать в длину 30 м. В жизненном цикле медузоидная стадия имеет подчиненное, а полипоидная — господствующее значение.

Современные гидроидные — преимущественно колониальные организмы, обитающие как в морских, так и в пресных водоемах. Они представлены двумя подклассами: Hydroidea (собственно гидроидные) и Siphonophoroidea— своеобразные планктонные сложно устроенные колонии. Древние гидроидные были организмами бесскелетными, от них сохранились отпечатки и ядра медуз, которые нередко встречаются в вендских отложениях. Достоверные полипы с органическим скелетом встречаются с ордовика, а с известковым — с триаса (гидрокораллы) (рис. 109). К этому классу условно относят вымерших Stromatoporata (O_2–₽).

Подкласс Строматопораты. Subclassis Stromatoporata

(греч. stroma — слой, ковер; poros — отверстие, пора)

Это ископаемые колониальные организмы; от них сохранились известковые слоистые скелеты разнообразной формы, от пластинчатой до ветвистой — дендроидной (рис. 110). Слоистые скелеты представляют собой наслаивающиеся параллельно друг другу пластины — ламины. В шлифах при увеличении видно, что ламины имеют разнообразное строение: пузырчатое, губчатое, петельчатое и т.д. (рис. 111). Перпендикулярно ламинам располагаются зубчики, шипики и стерженьки — столбики, иногда пересекающие несколько ламин, а иногда соединяющие только две соседние. Зубчики, шипики и стерженьки располагаются изолированно или создают различные комплексы в виде щеток, сеток, петель, трубок, колонн и пр.

Скелет строматопорат пронизан звездообразными пустотами — астроризами, не имеющими самостоятельных стенок. Имеется три

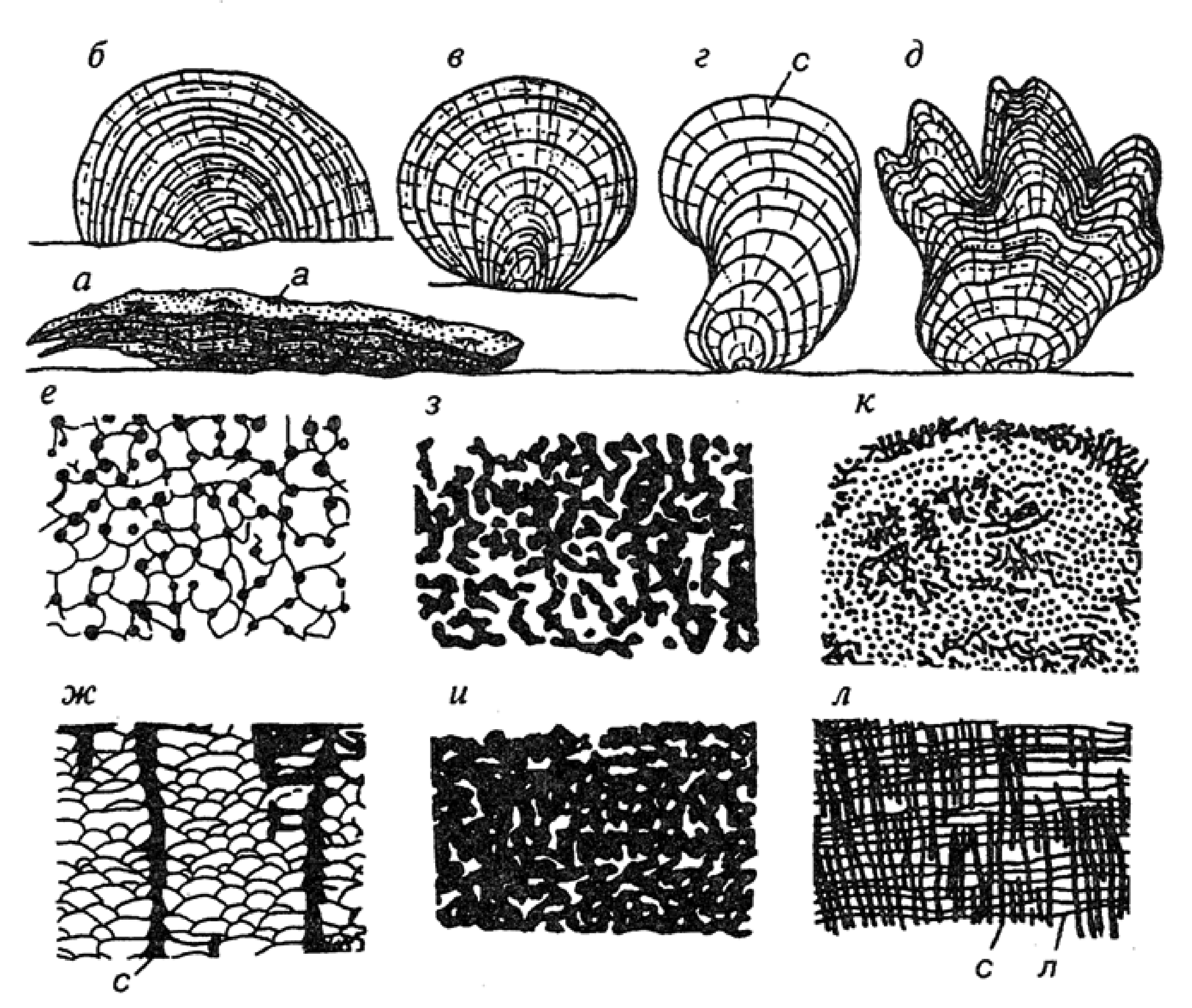


Рис. 110. Подкласс Stromatoporata (O_2–₽)

а–д — внешняя форма колоний: *а* — пластинчатая, *б* — полусферическая, *в* — сферическая, *г* — грушевидная, *д* — желваковидная с пальцевидными выростами; *е, ж* — Labechia (O_2–D); *з, и* — Stromatopora (S–K); *к, л* — Actinostroma (D). а — астроризы, л — ламины, с — столбики

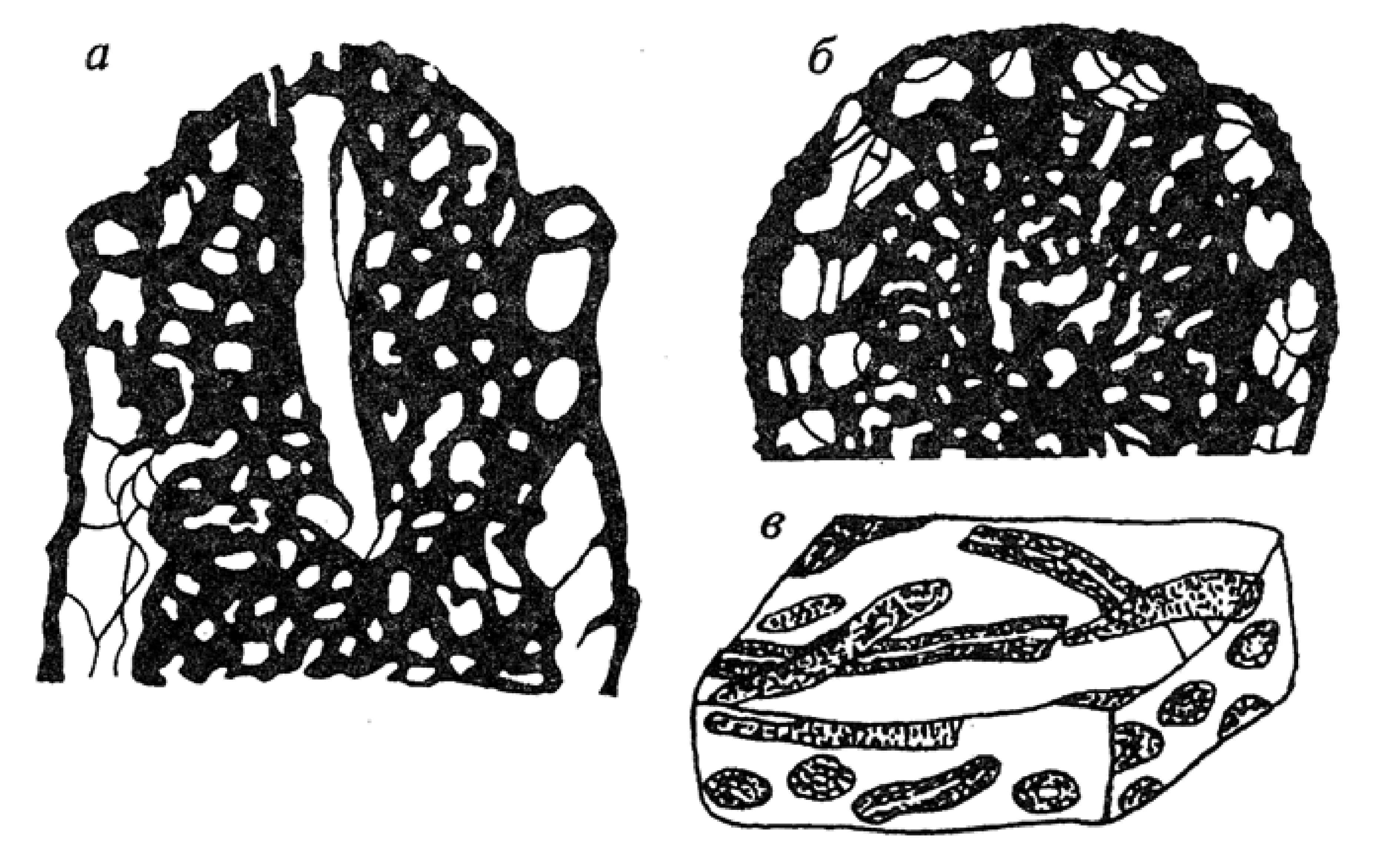


Рис. 111. Подкласс Stromatoporata (O_2–₽)
а–в — Amphipora(D_2): *а* — продольное и *б* — поперечное сечения, *в* — амфипоровый известняк

варианта интерпретации астрориз: аналоги циклосистем колониальных гидрокораллов с полипом питания в центре и полипами-«воинами» на концах лучей; либо аналоги устьев и внутренних полостей колониальных губок; или вместилища симбионтов. Отсюда и дискуссионность систематического положения строматопорат: гидроидные в типе стеркающих или специфические формы в типе губковых. После открытия класса склероспонгий многие исследователи склонны относить строматопорат к губковым.

Строматопораты — донные колониальные животные, прикрепленные или свободнолежащие, нередко образовывавшие банки и рифы, давшие в ископаемом состоянии строматопоровые известняки. В палеозое строматопораты активно участвовали в рифостроении в позднем ордовике, силуре и девоне, а в мезозое — в триасе и юре, откуда их описывают под общим названием «сферактиноиды». Они существовали в нормально-морских условиях, но могли выдерживать и колебания солености, так как их находки известны в доломитах. Средний ордовик — палеоген.

В ордовике преобладали строматопораты с пузыревидными ламинами, несущими зубчики, шипики, стерженьки; астроризы отсутствовали или были представлены горизонтальными каналами. В силуре морфологическое разнообразие всех скелетных структур, а также астрориз резко возросло. Оно сопровождалось одновременным упорядочиванием особенностей строения, в результате чего возникли почти правильные геометрические скелетные

конструкции. Для девона характерно утолщение скелетных элементов, отчего общий рисунок скелетной решетки становится «губчатым». В карбоне и перми строматопораты практически отсутствовали. Форма палеозойских колоний разнообразная: пластинчатая, полусферическая, дендроидная и т.д. Для мезокайнозойских строматопорат (сферактиноиды) характерны сферические колонии, у которых вертикальные скелетные элементы были развиты сильнее, чем горизонтальные.

Класс Гидроконозоа. Classis Hydroconozoa

(греч. hydra — водяной змей; лат. conus — конус; zoa — животные)

Гидроконозоа — вымершие одиночные организмы с известковым скелетом конической или цилиндрической формы высотой не более 10–20 мм. Стенка обычно состоит из двух слоев: тонкого наружного и толстого внутреннего. Наружный слой с поверхности гладкий или с поперечными, реже с продольными морщинами. Внутренний слой пластинчато-слоистый, волокнистый или бесструктурный. В осевой части скелета пластинки нередко ориентированы почти горизонтально, напоминая тем самым сближенные днища кораллов. В верхней части кубка находится воронковидное или цилиндрическое углубление — полость, аналогичная чашке кораллов. В одних случаях имелась сложная система каналов, состоящая из центрального осевого канала и отходящих от него радиальных и продольных приосевых каналов, а в других — были только продольные каналы, не сообщавшиеся с внешней средой.

Гидроконозоа относятся к неподвижному бентосу. Они прикреплялись к дну с помощью уплощенной подошвы, нередко с корневыми выростами. Гидроконозоа в кембрии, девоне и карбоне иногда образовывали известняки. Кембрий — мел.

Класс Сцифоидные. Classis Scyphozoa

(греч. skyphos — чаша, кубок; zoa — животные)

Класс сцифоидных по сравнению с классом гидроидных имеет более высокую организацию. Основная жизненная форма сцифоидных — медуза, полипоидная стадия резко сокращена или отсутствует. Пищеварительная полость сцифоидных медуз с четырьмя складками, в нее ведет энтодермальная глотка.

В классе Scyphozoa, подобно классу Hydrozoa, может наблюдаться чередование поколений (рис. 112). У медуз половые продукты энтодермального происхождения, они приурочены к гастраль-

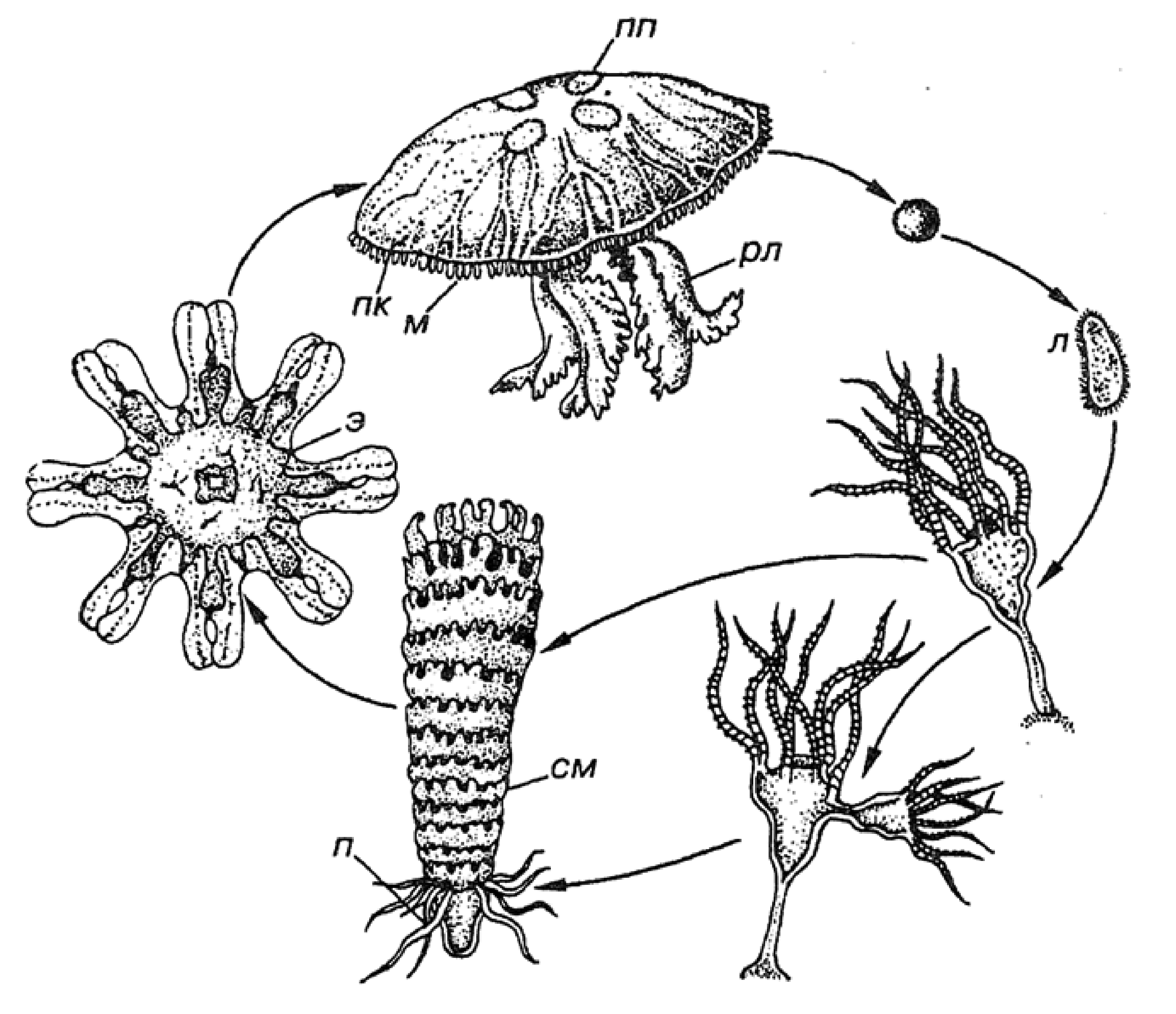


Рис. 112. Схема жизненного цикла сцифоидных (Догель, 1981)
л — личинка, м — взрослая медуза, п — сцифоидный полип, пк — пищеварительные каналы, пп — полости с половыми продуктами, рл — ротовые лопасти, см — серия зачаточных медуз, э — молодая медуза-эфира

ному слою. Полипоидное поколение представлено одиночными формами высотой до 15 см. Верхняя часть сцифоидного полипа имеет поперечные перетяжки; развитие перетяжек завершается отделением (отшнуровыванием) звездчатых дисков, которые переворачиваются в воде на другую сторону и дают начало молодым сцифоидным медузам. Этот процесс получил название «стробиляция». Итак, медузы у сцифоидных возникают в результате поперечного деления полипа, а у гидроидных за счет бокового почкования полипа. У сцифомедуз в отличие от гидромедуз отсутствует подворот колокола («парус»).

У сцифомедуз вдоль края зонтика иногда возникают известковые и известково-фосфатные включения (статолиты), участвующие в корректировке равновесия. Некоторые полипы сцифоидных выделяют вокруг себя хитиноидные чехлики и трубочки (кубомедузы, коронаты — Stephanoscyphus).

Взрослые сцифомедузы достигают значительных размеров (до 2 м). Они ведут планктонный образ жизни, обитая на различных

глубинах пелагиали, вплоть до абиссали, предпочитая морские бассейны с нормальной соленостью. Очень редко сцифомедузы обитают на дне, иногда медленно передвигаясь (ставромедузы).

Геологическая история сцифоидных уходит корнями в докембрий. Возможно, они появились в венде, отпечатки и ядра медуз спорадически встречаются на протяжении фанерозоя. К этому классу с долей условности относят подкласс Conulata.

Подкласс Конуляты. Subclassis Conulata

(лат. conulus — маленький конус)

Это вымершие одиночные организмы, имевшие скелет конусовидный, сигарообразный или в виде четырехгранной пирамиды, высотой до 30–40 см (рис. 113). Тонкий гибкий хитиновый скелет был пропитан фосфатом кальция. Поверхность скелета гладкая

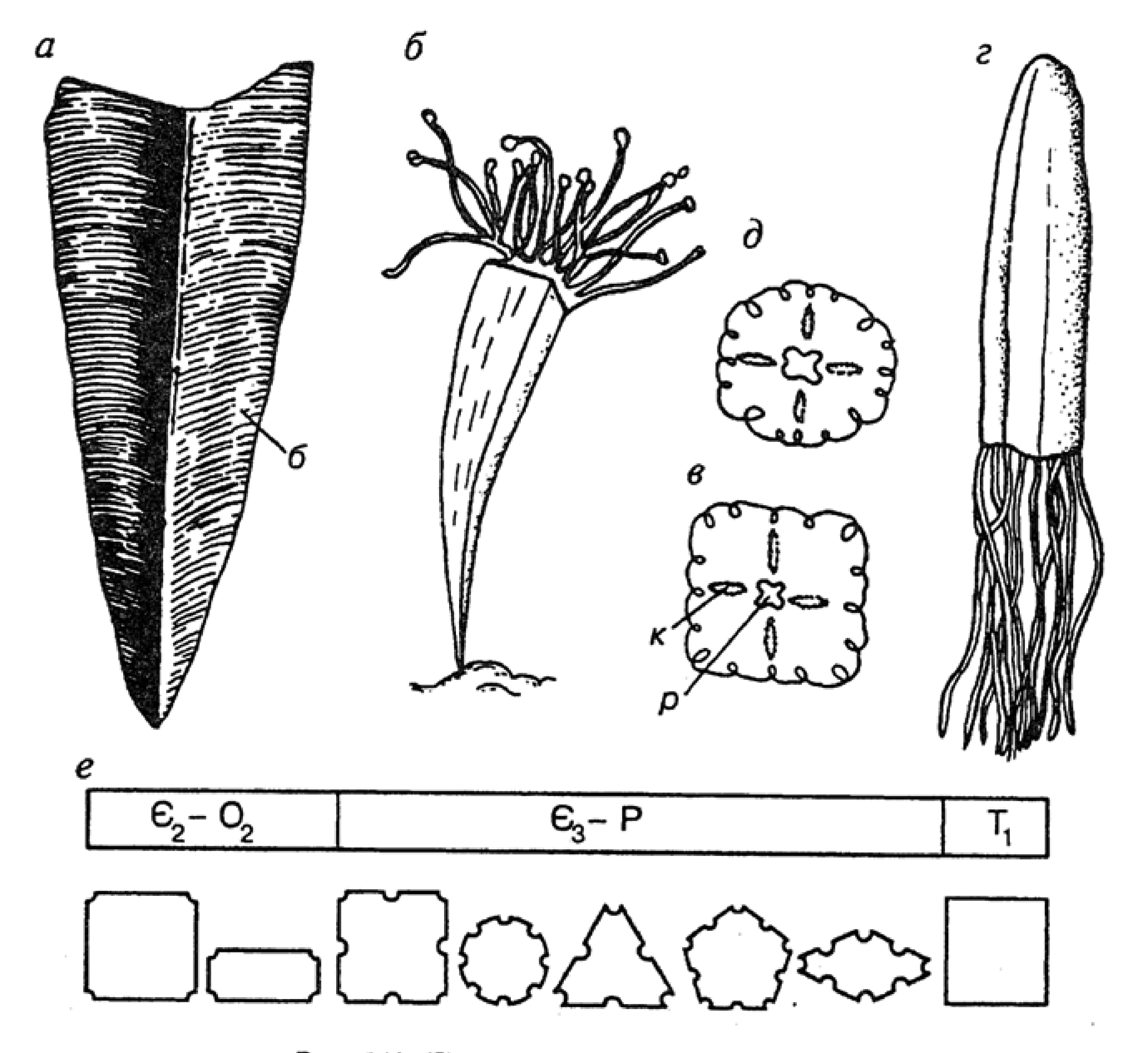


Рис. 113. Подкласс Conulata ($Є_2$–T_1, Q?)
а — Conularia ($Є_3$–P); *б, в* — Archaeoconularia (O–S); *г, д* — Exoconularia (O); *е* — различные поперечные сечения конулят. б — ребра, к — каналы, р — ротовое отверстие

либо покрыта поперечными ребрами, между которыми иногда развивается продольная микроскульптура. Кроме того, могут наблюдаться угловые (на ребрах) и срединные (на гранях) борозды.

Конуляты были морскими животными, одни вели планктонный, а другие донный образ жизни. Приуроченность находок к глинистым или мелкозернистым осадкам наводит на мысль об относительно глубоководном образе жизни. В процессе эволюции у конулят усложняется строение и увеличивается содержание фосфата кальция — от 66–74% (ордовик) до 96% (пермь).

Интервал существования конулят средний кембрий — ранний триас, хотя не исключено, что их надо объединять с современными сидячими сцифомедузами, имеющими хитиноидные оболочки.

Класс Коралловые полипы. Classis Anthozoa

(греч. anthos — цветок; zoa — животные)

Одиночные или колониальные полипы, у которых рот ведет в эктодермальную глотку и далее в складчатую пищеварительную полость. Многочисленные мягкие радиально расположенные складки — мезентерии, имеющие вид полотнищ, — резко увеличивают поверхность гастральной полости (рис. 114). Чередование поколений отсутствует, половые продукты энтодермального происхождения образуются у полипа (рис. 115).

Большинство коралловых полипов имеет скелет, хотя встречаются и бесскелетные формы, например современные актинии. Состав скелета чаще всего минеральный известковый, реже смешанный минерально-органический — роговой. По происхождению и положению скелет чаще всего является наружным эктодермальным; он находится с наружной стороны полипа. Роговой скелет строится за счет деятельности клеток эктодермы, мигрировавших в мезоглею, и поэтому по происхождению он является эктодермальным, а по положению — мезоглеальным внутренним. Скелет колонии состоит из многочисленных однотипных или полиморфных кораллитов.

Рост колонии начинается с протокораллита. За счет его деления или почкования образуются другие кораллиты, которые в свою очередь вновь размножаются бесполым (вегетативным) путем. Таким образом формируются колонии. Строение колоний может быть более сложным, когда в ее формировании, помимо полипов, принимает участие и промежуточная мягкая ткань, получившая название *ценосарк*. В этом случае скелет колонии состоит из кораллитов и расположенного между ними промежуточного скелета — цененхимы.

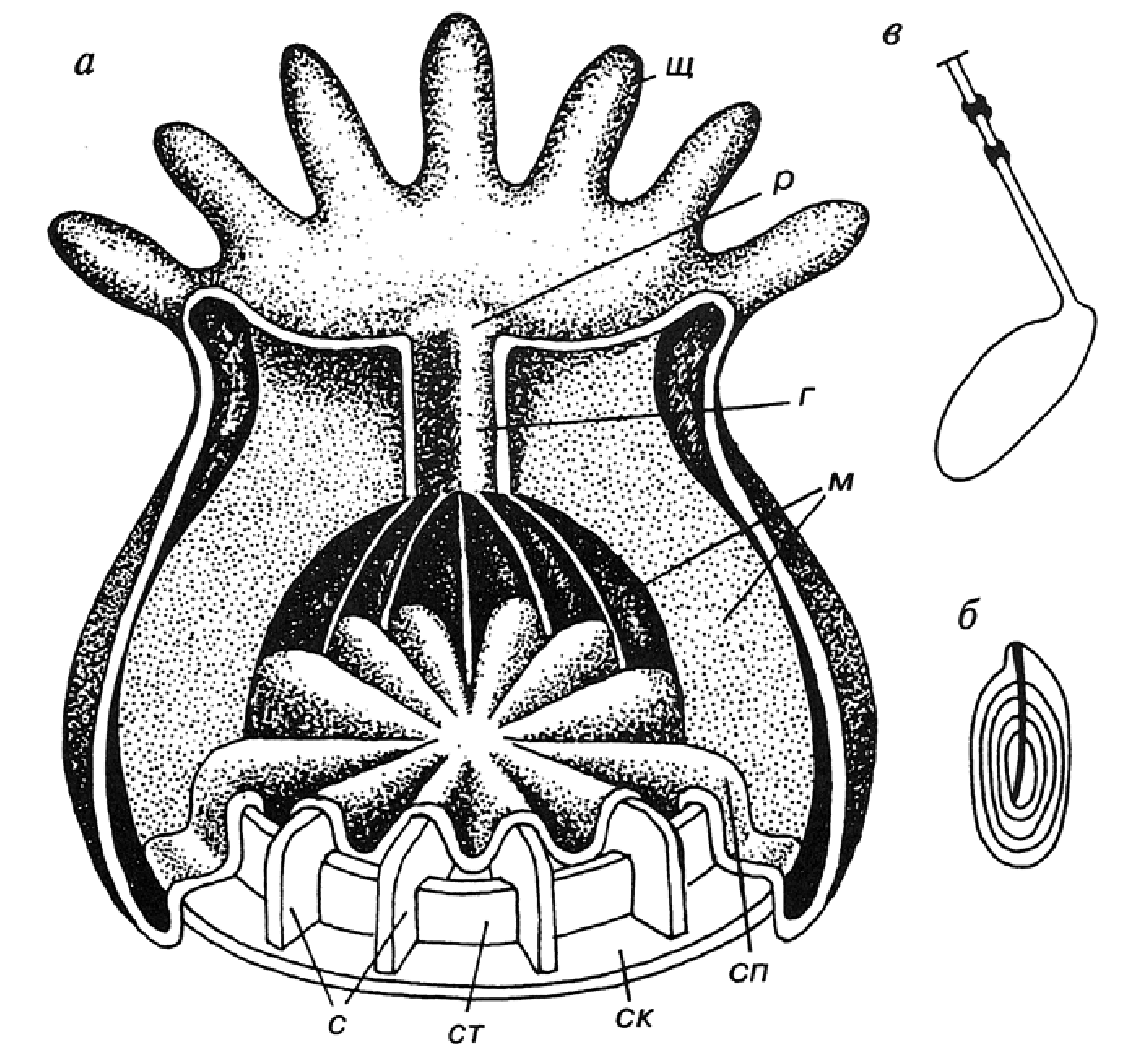


Рис. 114. Строение шестилучевого коралла

а — схема соотношения мягкого тела и скелета; *б, в* — стрекательные капсулы: *б* — в покое, *в* — в момент нападения. г — глотка, м — мезентерии — вертикальные выросты мягкого тела, р — рот, с — септы, ск — скелет основания полипа, сп — складки подошвы полипа, ст — скелет стенки, щ — щупальца

Строение кораллитов разнообразно (рис. 116). Известны горизонтальные элементы — днища, хотя строго горизонтальными они бывают достаточно редко. Вертикальные элементы представлены радиально расположенными септами и осевым образованием — столбиком. Шипообразные или пластинчатые септы имеют закономерное или незакономерное расположение. Они располагаются в основании полипа между мезентериями, спускающимися сверху.

Коралловые полипы появились, вероятно, в венде; в палеозое и в мезокайнозое они уже распространены очень широко. Современные кораллы — организмы морские, прикрепленные или свободнолежащие, хотя некоторые, особенно бесскелетные актинии, способны медленно перемещаться по дну, а иногда и

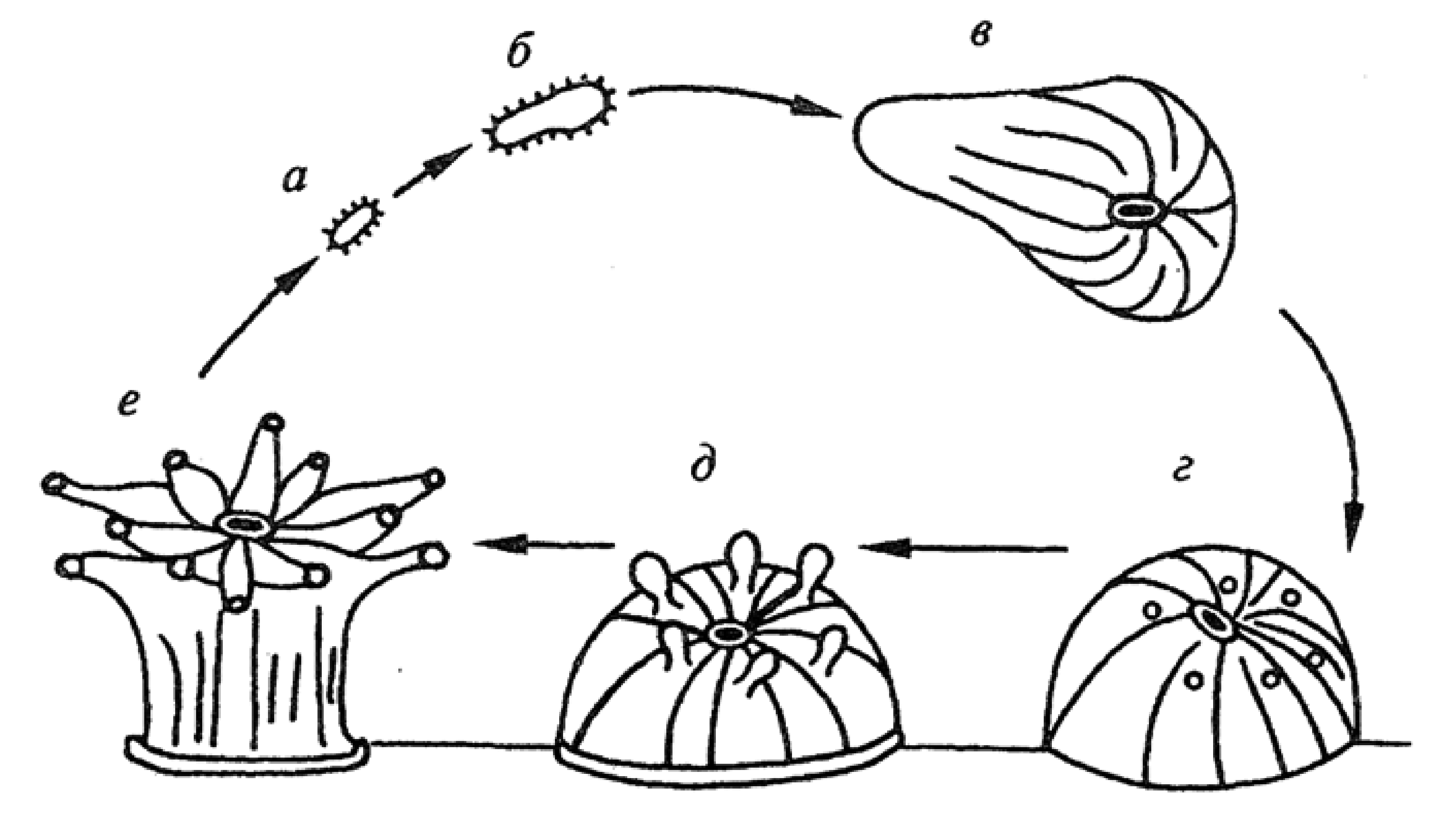
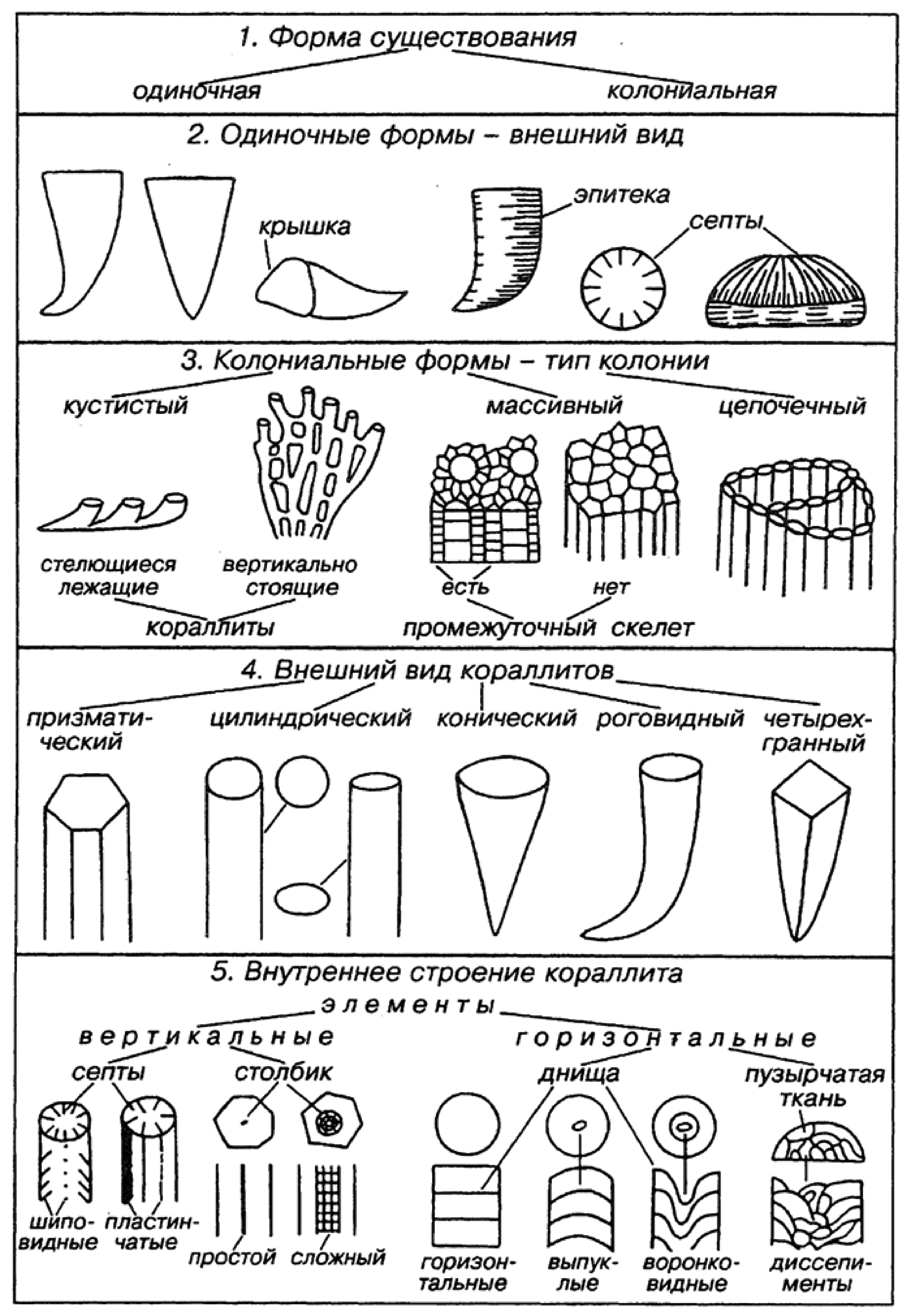


Рис. 115. Схема жизненного цикла коралловых полипов
а–в — стадии личинки, в конце развития возникают рот и внутренние перегородки; *г–е* — стадии полипа, имеющего шесть (*г*, *д*), а затем двенадцать щупалец (*е*)

неглубоко закапываться в осадок. Хотя кораллы распространены на всех глубинах, но наиболее разнообразные сообщества характерны для небольших глубин тропических и субтропических морей, при этих оптимальных условиях они являются рифостроящими организмами.

Жизнедеятельность кораллов связана с различными организмами, существующими вместе с ними. Так, продуцирующие известь современные кораллы обычно имеют в качестве симбионтов одноклеточные динофитовые водоросли (зооксантеллы и зоохлореллы); широко известна «пара» рак-отшельник и актиния. Подобные примеры наблюдаются и среди ископаемых кораллов: строматопораты + табуляты + кольчатые черви.

Строение скелета и особенности морфологии мягкого тела положены в основу разделения класса Anthozoa на четыре подкласса, два из которых являются вымершими (Tabulatomorpha, Tetracoralla), а два других существуют поныне (Hexacoralla, Octocoralla). Среди современных Anthozoa нередки формы бесскелетные, либо имеющие органический скелет. Поэтому реально предположение, что коралловые сообщества прошлого тоже не ограничивались скелетными формами. Не исключено, что бесскелетные представители и особи с органическим скелетом ранее составляли не меньшую, а возможно, бóльшую долю коралловых сообществ, чем ныне.


1. Форма существования
одиночная
колониальная
2. Одиночные формы – внешний вид
крышка
эпитека
септы
3. Колониальные формы – тип колонии
кустистый
массивный
цепочечный
стелющиеся лежащие
вертикально стоящие
кораллиты
есть
нет
промежуточный скелет
4. Внешний вид кораллитов
призматический
цилиндрический
конический
роговидный
четырехгранный
5. Внутреннее строение кораллита
элементы
вертикальные
горизонтальные
септы
столбик
днища
пузырчатая ткань
шиповидные
пластинчатые
простой
сложный
горизонтальные
выпуклые
воронковидные
диссепименты

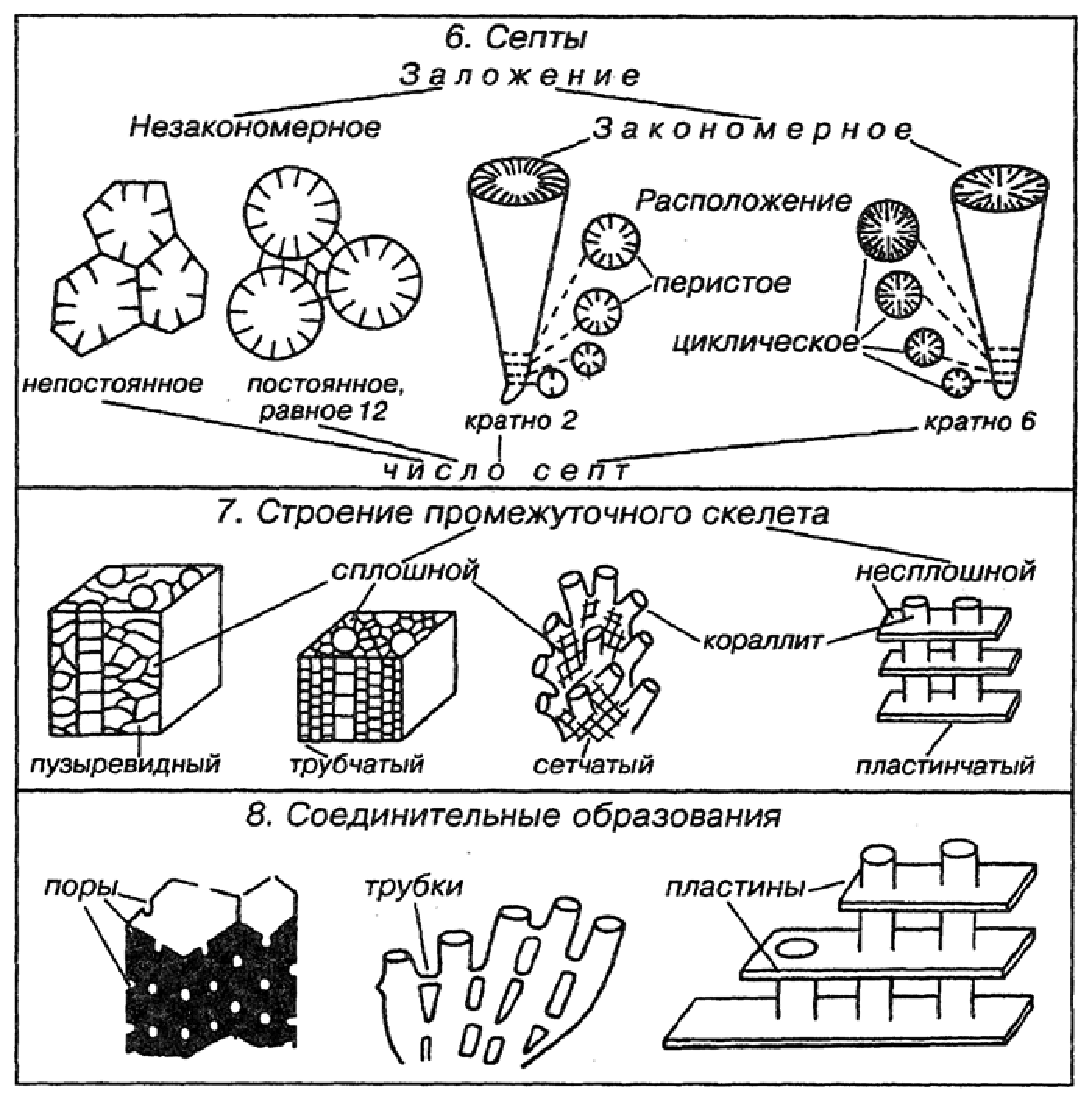


Рис. 116. Основные морфологические признаки класса Anthozoa

Подкласс Табулятоморфы. Subclassis Tabulatomorpha

(лат. tabula — доска; греч. morphe — образ, вид)

Вымершие колониальные кораллы с наиболее просто устроенным известковым скелетом. Колонии состоят из различных по форме и строению кораллитов. Они могли стелиться в виде кустиков по поверхности субстрата (кустистая, стелющаяся, инкрустирующая колонии) или подниматься вертикально вверх над субстратом, располагаясь изолированно или частично соприкасаясь (кустистовертикальная колония), а иногда плотно прилегать друг к другу (массивная колония). При срастании кораллитов боковыми сторонами образуются цепочки (цепочечная колония), а когда многоугольные кораллиты по всем сторонам соседствуют с подобными многоугольными, возникает сотовая (массивная) колония.

Поперечное сечение кораллитов может быть округлым, эллиптическим, многоугольным, а их форма и размеры нередко изменяются в пределах одной колонии. Наряду с крупными кораллитами появляются и мелкие, а иногда пузыревидные образования, слагающие сплошной промежуточный скелет. Внутренние полости кораллитов могут сообщаться друг с другом с помощью пор, соединительных трубок, соединительных пластин; в двух последних случаях формируется несплошной промежуточный скелет.

Во внутренней полости кораллитов находятся вертикальные и горизонтальные элементы. Септы могут быть гребневидными, массивными, чешуевидными, шипообразными и пластинчатыми. Днища табулятоморфных кораллов имеют форму горизонтальных полных или прерывистых пластин, а также воронко- или пузыревидных образований. Поперечник отдельных кораллитов 0,1–10 мм, а колоний — до 1,5 м.

Табулятоморфные кораллы известны почти повсеместно, встречаясь со среднего кембрия до неогена включительно. Они вели неподвижный донный образ жизни, обитали в нормально-морских бассейнах и участвовали в палеозойском рифостроении.

Подкласс Tabulatomorpha включает три надотряда: Chaetetoidea, Tabulatoidea, Heliolitoidea.

Надотряд Chaetetoidea (O–N). Скелет хететоидей состоял из плотно прилегающих друг к другу мелких, почти капиллярных кораллитов, слагавших массивные колонии (рис. 117). Размеры колоний иногда могли достигать 1 м и более. Внутри кораллитов наблюдаются горизонтальные днища и единичные септы в виде

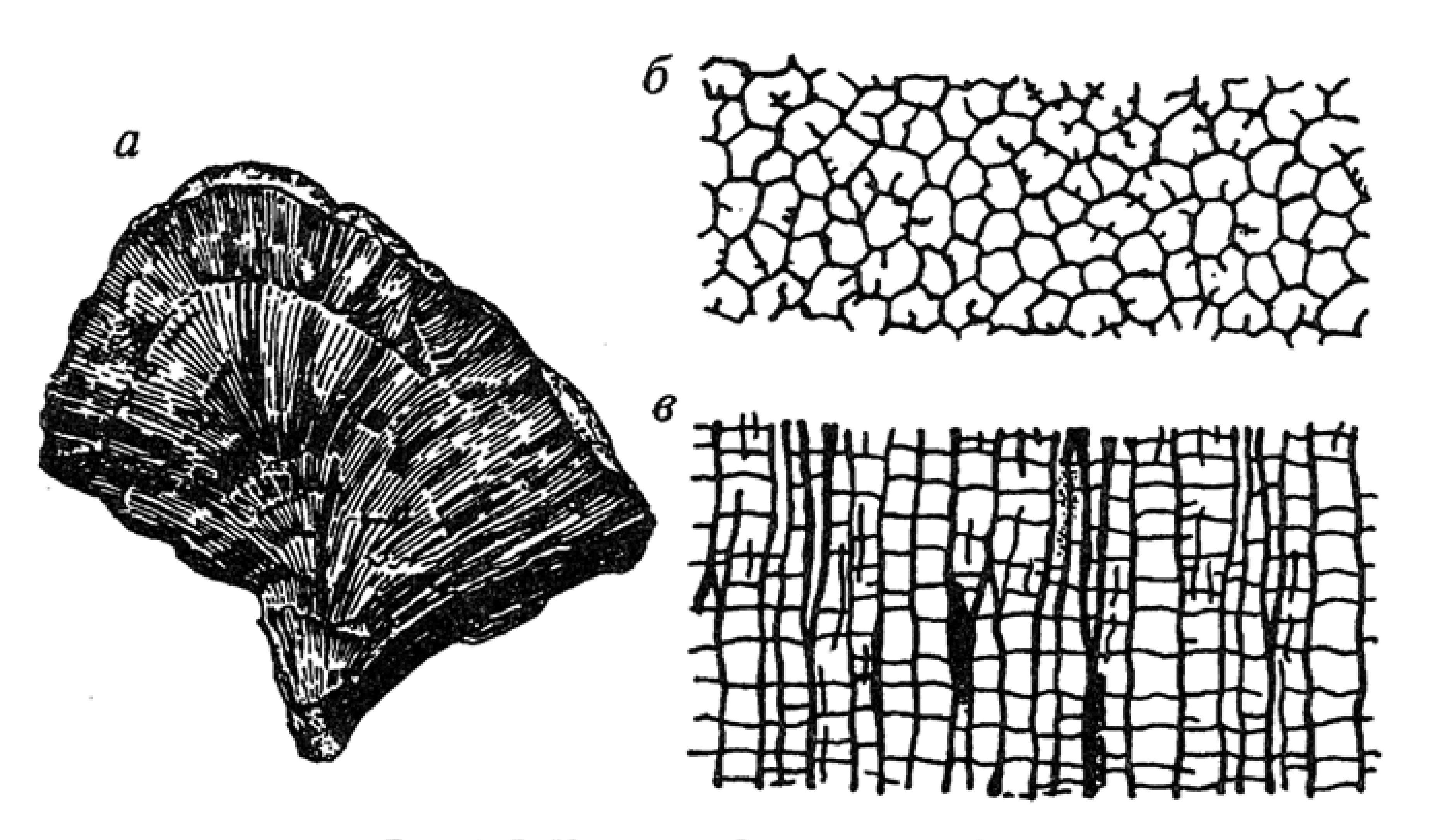


Рис. 117. Надотряд Chaetetoidea (O–N)
а — внешний вид колонии с плоскостями перерыва роста; *б*, *в* — поперечное и продольное сечения

септальных выступов. Рост септальных выступов завершается разделением материнского кораллита на две и более дочерние особи. Поперечные сечения кораллитов округлые, многоугольные, меандрически изгибающиеся, звездчатые. Для хететоидей характерны общие плоскости остановки роста, поэтому колония иногда раскалывается на серию скорлуповатых пластин.

Надотряд Tabulatoidea ($Є_2$–P). Табулятоидеи имели кустистостелющиеся, кустистовертикальные, массивные и цепочечные колонии. Кораллиты роговидные, цилиндрические или призматические, их поперечное сечение квадратное, многоугольное, округлое, эллиптическое, полулунное. Септы мелкие шипообразные, реже в виде чешуй, пластин или отсутствуют. Число септ непостоянное. Днища горизонтальные, реже воронко- и пузыревидные. У некоторых табулятоидей внутренние полости соседних кораллитов сообщались с помощью пор, соединительных трубок и соединительных пластин. В составе надотряда выделяется 7 отрядов; ниже описано пять.

Отряд Auloporida ($Є_2$–P). Наиболее примитивный отряд, имеющий кораллиты роговидной, реже цилиндрической формы. Они соединены друг с другом в местах почкования, образуя кустистые, обычно стелющиеся по субстрату колонии (рис. 118). Днища и септы развиты слабо или отсутствуют.

Отряд Lichenariida (O–S_1). Массивные колонии, как и в отряде Favositida, имеющие вид пчелиных сот, но стенки кораллитов сплошные, без соединительных пор и каналов.

Отряд Halysitida (O_2–S). Цепочечные колонии из вертикально расположенных кораллитов, имеющих овальное сечение, срастающихся узкими сторонами и образующих одно- и многорядные цепочки. Септальные образования и горизонтальные днища развиты хорошо (см. рис. 118).

Отряд Favositida (O_2–P). Массивные колонии сложены призматическими кораллитами (сотовые кораллы). Форма колоний разнообразна — от лепешковидных до цилиндрических и массивноветвистых. Соединительные образования представлены порами, реже каналами, обычно закономерно расположенными на стенках. Септы разнообразные: пластинчатые, шипообразные, чешуевидные. Днища — от горизонтальных до пузырчатых. Уникальные находки фоссилизированных полипов с 11–13 щупальцами в кораллитах сняли дискуссию о том, не являются ли фавозитиды, а вместе с ними остальные табулятоидеи и гелиолитоидеи губками (рис. 119).

Отряд Syringoporida (O_2–P_1). Кустистые колонии состоят из вертикальных цилиндрических кораллитов (рис. 120). Кораллиты сообщались друг с другом с помощью соединительных трубочек. Септы и днища хорошо развиты. Обычно днища воронковидные, реже горизонтальные.

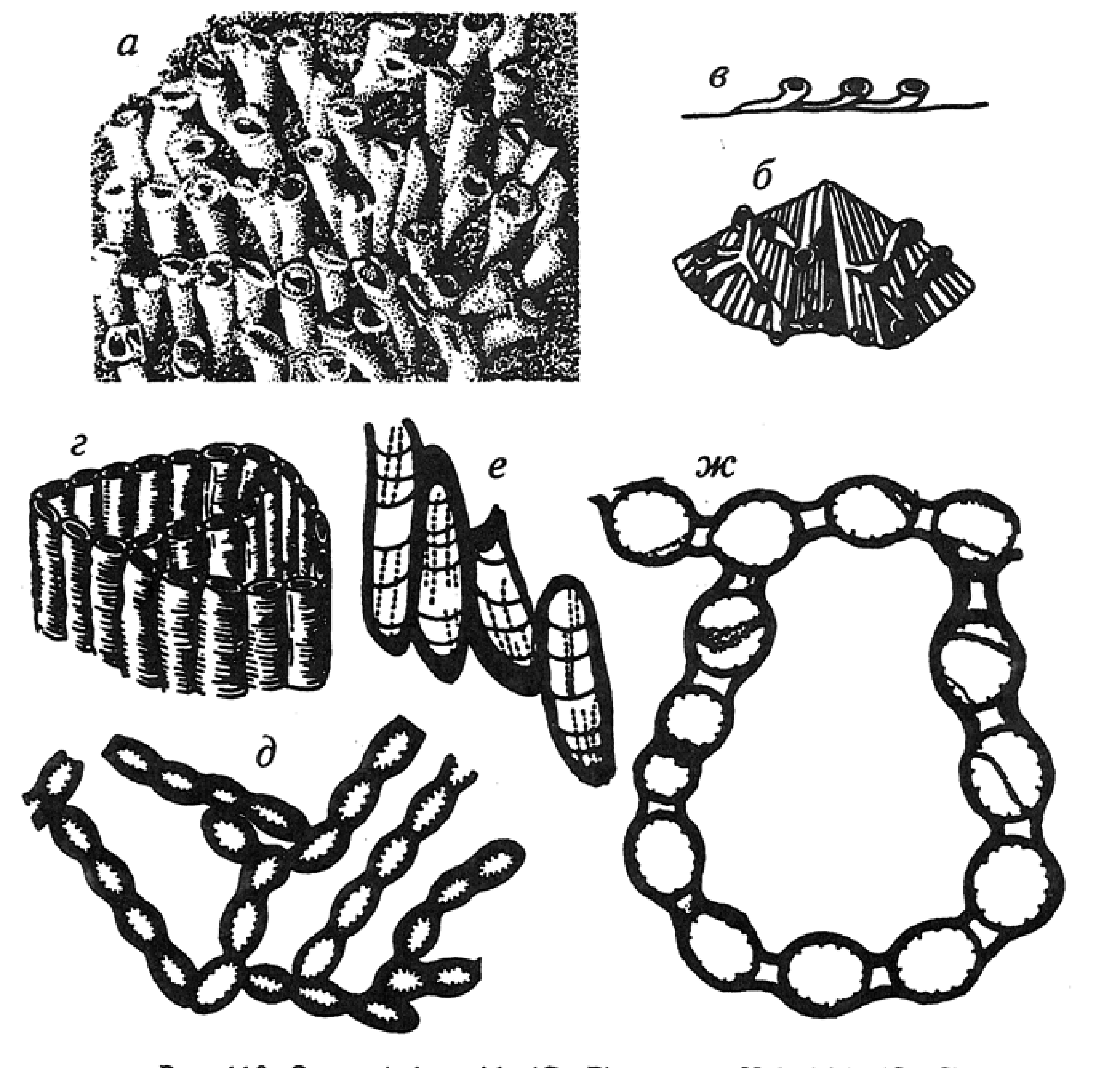


Рис. 118. Отряд Auloporida ($Є_2$–P) и отряд Halysitida (O_2–S)
а–в — Aulopora (O–P): *а, б* — общий вид стелющейся колонии, *в* — схема расположения кораллитов на субстрате; *г–е* — Catenipora (O_3–S): *г* — внешний вид колонии, *д, е* — поперечное и продольное сечения; *ж* — Halysites (O_3–S) — поперечное сечение

Надотряд Heliolitoidea (O_2–D_2). Колонии массивные разнообразной формы, состоящие из кораллитов и промежуточного скелета. Кораллиты обычно цилиндрические с двенадцатью, реже шестью септами и многочисленными днищами. Промежуточный скелет по одной версии представлял собой видоизмененные кораллиты (гетероморфные компоненты); по другой — подошвенные и боковые разрастания кораллитов (цененхима). У отряда Proporida (O_3–S) промежуточный скелет состоял из пузыревидных образований, а у отряда Heliolitida (O_3–D_2) — из полигональных трубок с более частыми днищами, чем в кораллитах (рис. 121).

Геологическая история табулятоморфных кораллов началась в среднем кембрии с возникновения роговидных кораллитов аулопорид без септ и днищ или с их очень слабым проявлением. В ордовике от аулопорид произошли сотовые колонии без пор

Рис. 119. Отряд Favositida (O_2–P)

а–в — Favosites (O_3–D_2): *а* — объемная реконструкция фрагмента колонии; *б*, *в* — поперечное и продольное сечения; *г* — фоссилизированные полипы с щупальцами; ранний силур, Канада (Copper, Plusquellec, 1993); *д*, *е* — известковые трубки червей-комменсалов среди кораллитов фавозитид. д — днища, п — поры, с — шипообразные септы, щ — щупальца

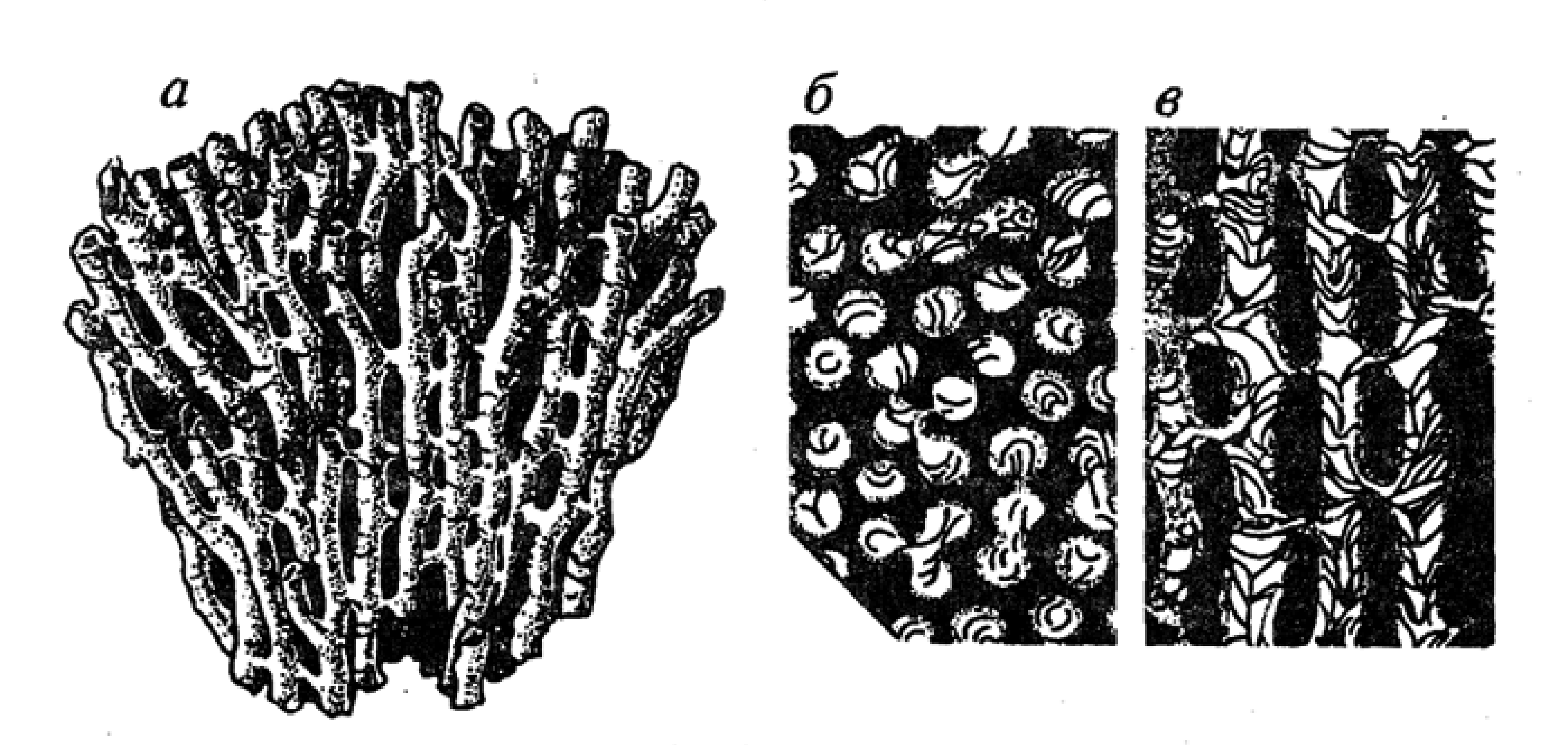


Рис. 120. Отряд Syringoporida (O_2–P_1)

а–в — Syringopora (O_3–C): *а* — внешний вид колонии, *б*, *в* — поперечное и продольное сечения

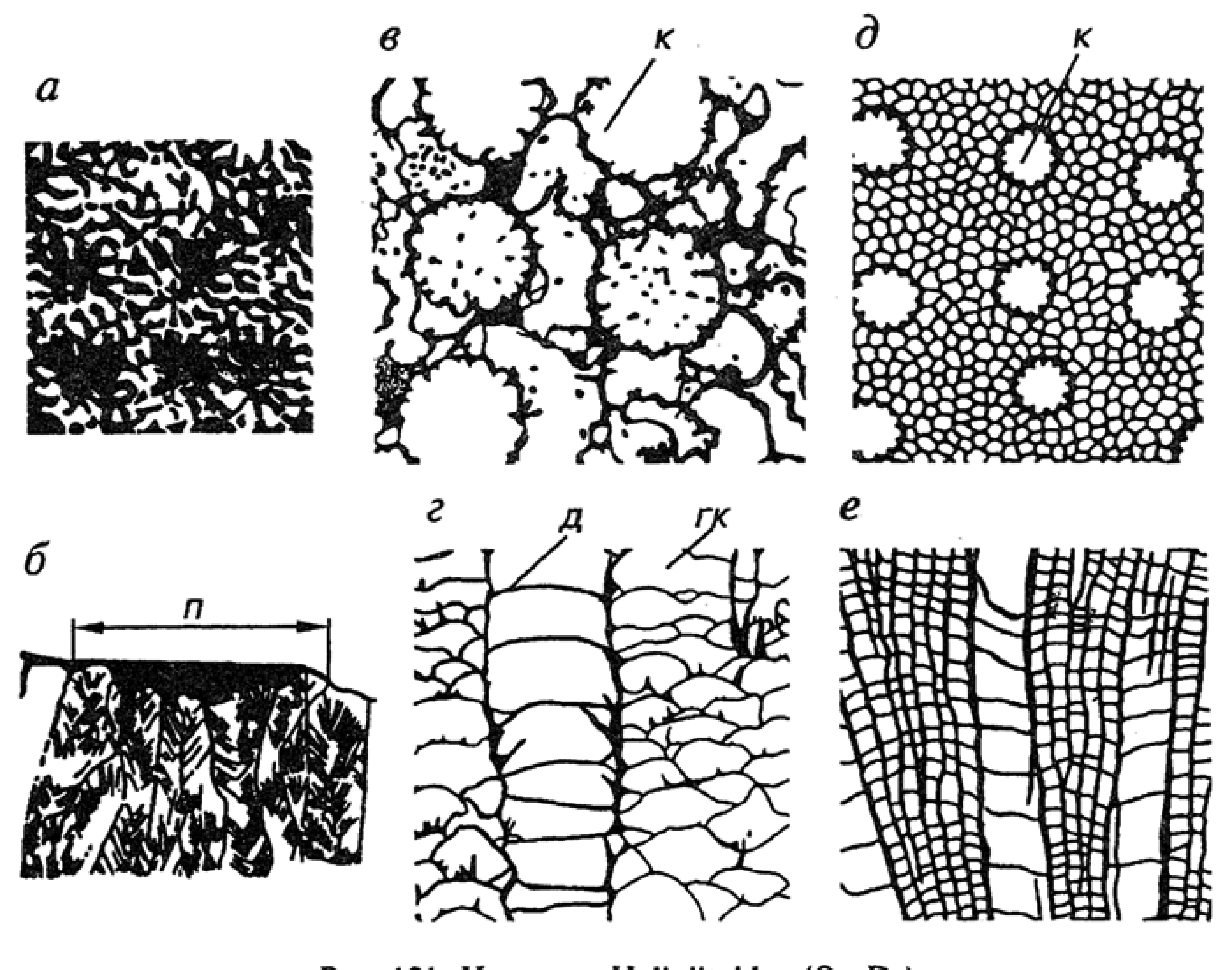


Рис. 121. Надотряд Heliolitoidea (O_2–D_2)
а, б — Coccoseris (O_3); *в, г* — Propora (O_3–S); *д, е* — Heliolites s.lato (O_3–D_2); *а, в, д* — поперечные и *б, г, е* — продольные сечения. гк — гетероморфные компоненты, д — днища, к — кораллиты, п — внутренняя полость кораллита

(Lichenariida, O–S_1) и кустистые колонии с соединительными трубками (Syringoporida, O_2–P_1). Лихенарииды в течение среднего-позднего ордовика дали начало цепочечным колониям (Halysitida, O_2–S), массивным сотовым колониям с соединительными образованиями (Favositida, O_2–P) и массивным колониям с гетероморфными компонентами (Heliolitoidea, O_2–D_2). В ордовике, вероятно, также от лихенариид возникли хететоидеи.

Подкласс Четырехлучевые кораллы, или Ругозы. Subclassis Tetracoralla, или Rugosa

(греч. tetra — четыре; korallion — коралл)

Палеозойские одиночные и колониальные организмы с известковым скелетом. Форма одиночных тетракораллов — роговидная, цилиндрическая, призматическая. Они, как правило, покрыты эпитекой, представляющей внешний морщинистый слой, что и определило второе, не менее распространенное название этого подкласса — Rugosa (лат. ruga — морщина, морщинистый).

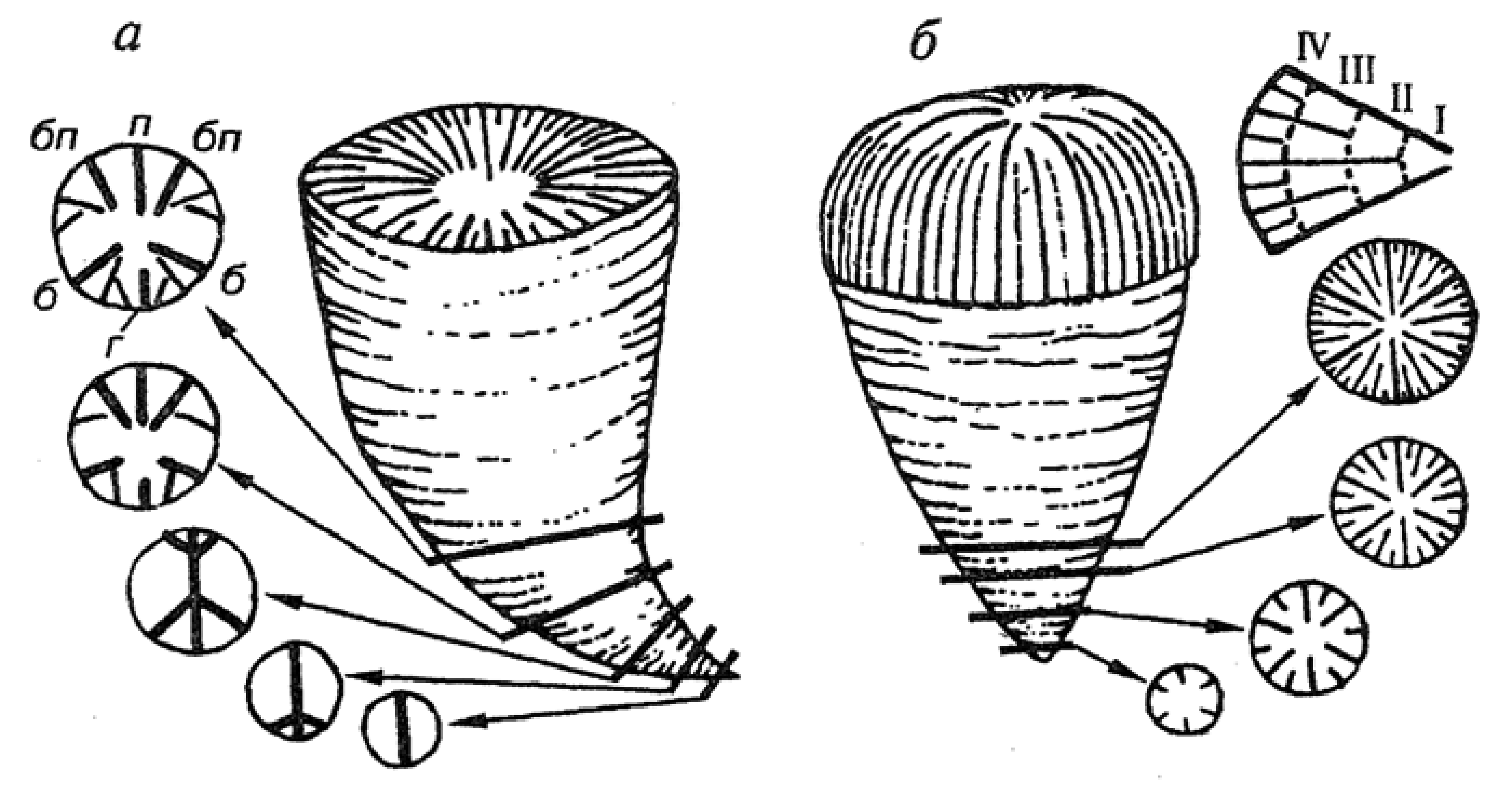


Рис. 122. Заложение септ у четырехлучевых (*а*) и шестилучевых (*б*) кораллов
а — двусторонне-симметричное заложение септ с образованием главной (г), противоположной (п), боковых (б) и противоположных боковых (бп); *б* — циклическое заложение септ — I–IV циклы

Длина одиночных ругоз обычно не более 25 см при поперечнике до 6 см, но некоторые позднепалеозойские ругозы достигали почти длины клыка мамонта. Поперечник кораллитов в колониях до 4 см, а самих колоний — до 1,5 м.

Септы закладываются закономерно. Обычно сначала возникает одна септа, в дальнейшем она распадается на две: короткую (главную) и длинную (противоположную), затем появляются 4 боковые септы. В результате образуется 6 секторов, но только в

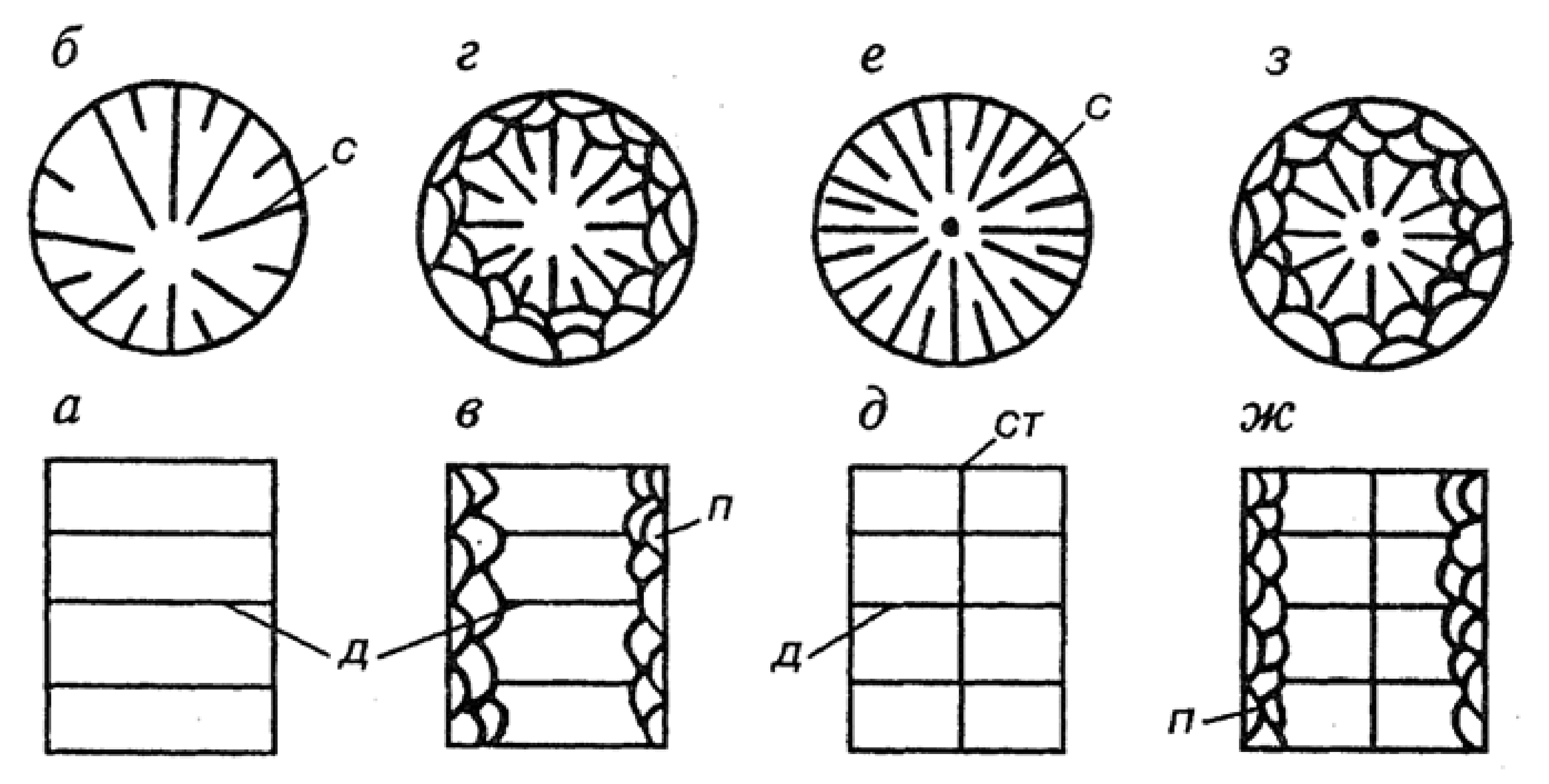


Рис. 123. Схема строения однозонных (*а*, *б*), двухзонных (*в–е*) и трехзонных (*ж*, *з*) четырехлучевых кораллов
д — днища, п — пузырчатая ткань, с — септы, ст — столбик

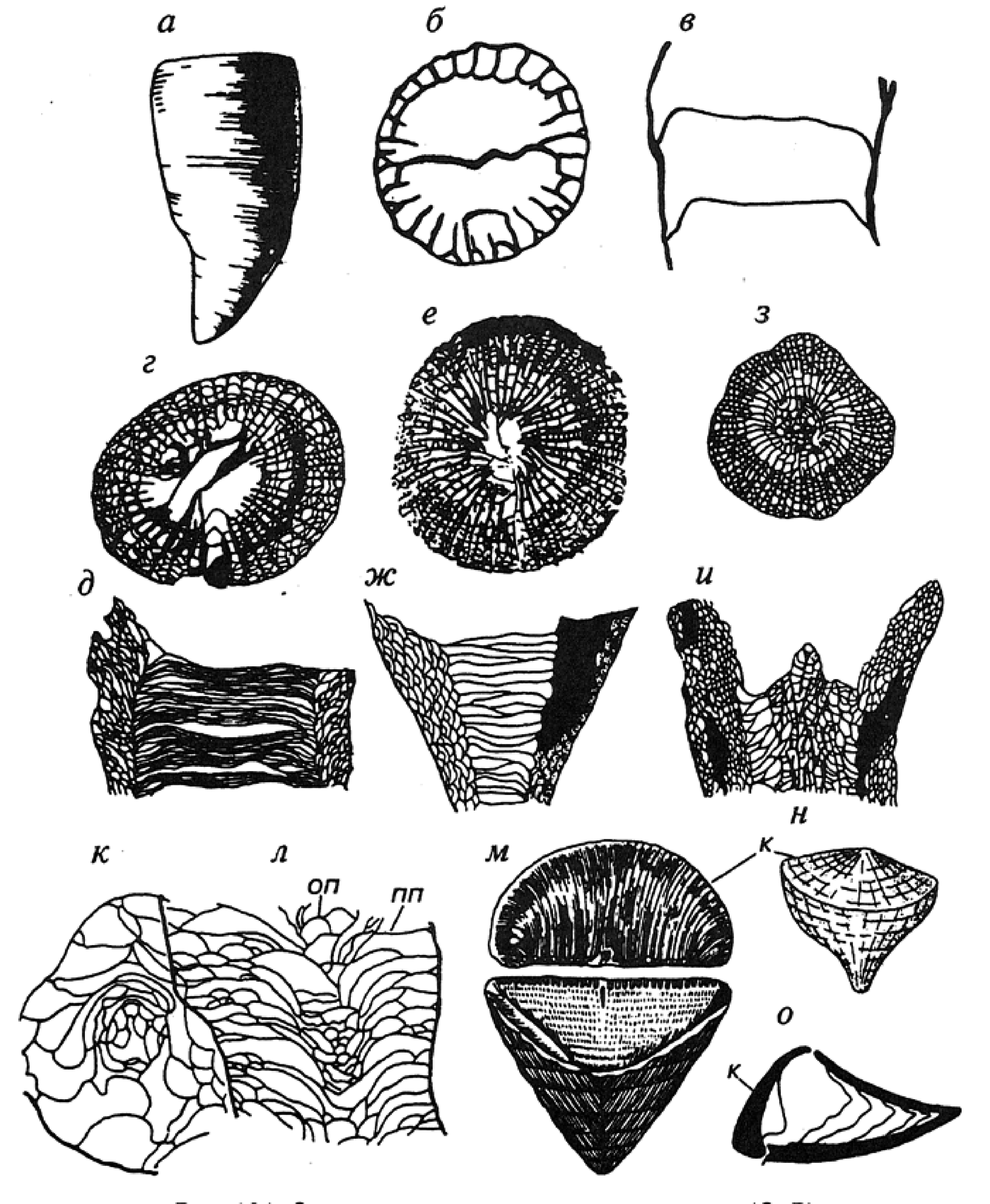


Рис. 124. Одиночные четырехлучевые кораллы (O–P)
а — внешний вид, *б*, *в* — однозонный коралл Amplexus (C); *г*, *д* — двухзонный коралл Caninia (C); *е*, *ж* — двухзонный коралл Bothrophyllum (C_{2-3}); *з*, *и* — трехзонный коралл Neopaliphyllum (S); *к*, *л* — пузырчатый коралл Chavsakia (S_2–D_1); *м–о* — крышечный коралл Calceola (D_{1-2}). к — крышечка, оп — осевые пузыри, пп — периферические пузыри

четырех из них закладываются новые септы, так как около противоположной септы дополнительные септы не возникают (рис. 122). На взрослой стадии все септы образуют один или два цикла, в последнем случае формируются большие и малые септы, чередующиеся друг с другом. Иногда у позднепалеозойских ругоз число

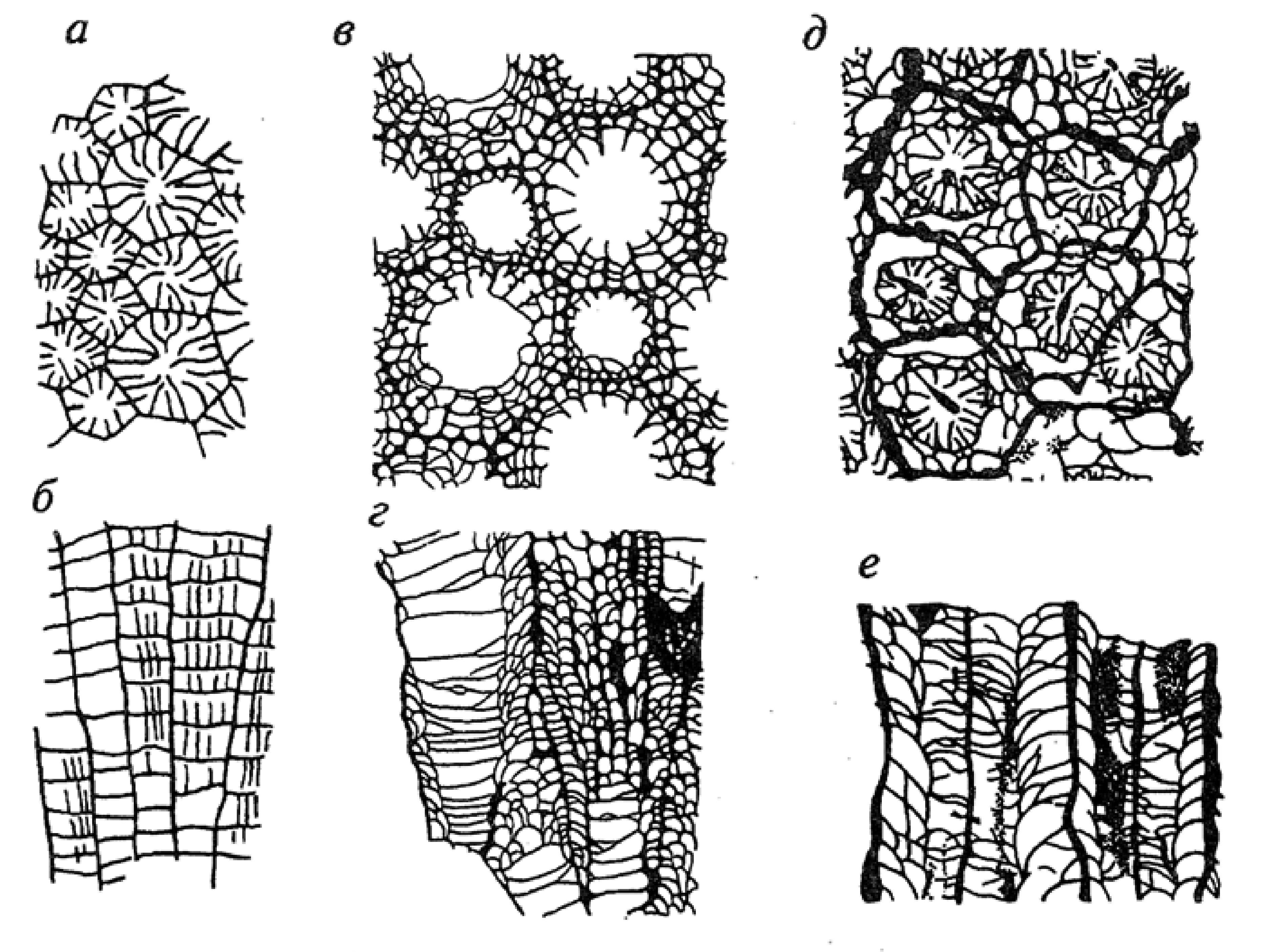


Рис. 125. Колониальные четырехлучевые кораллы (O_2–P)
а, б — однозонный коралл Favistina (O_{2-3}); *в, г* — двухзонный коралл Hexagonaria (D_{2-3}) (ориг. Л. М. Улитиной); *д, е* — трехзонный коралл Petalaxis (C_2)

циклов достигало 3–5. В точках заложения септ образуется пространство — фоссула, которое фиксируется расхождением септ и углублением днищ. Лучше всего развита фоссула около главной септы. Способ заложения септ, наличие фоссул, утолщение главных и соседних с ними септ и ряд других признаков резко нарушают радиальную симметрию ругоз, превращая ее в бирадиальную или двустороннюю.

Поперечное сечение одиночных кораллов и кораллитов колоний может быть круглым, многоугольным, трех- или четырехугольным. Скелетные элементы кораллитов (септы, днища, пузыревидные образования, столбики) весьма разнообразны по строению и сочетанию друг с другом.

Общепринятые критерии для разделения тетракораллов на отряды отсутствуют, в их эволюции прослеживается усложнение строения за счет появления новых скелетных элементов (рис. 123–125). У форм, возникших в раннем ордовике, развиты только днища (однозонные кораллы, O–P), иногда отсутствуют и они. У тех ругоз, которые известны с позднего ордовика, имелись днища и около стенок пузыревидные образования — диссепименты (двухзонные кораллы, O_3–P). С силура известны наиболее сложно устроенные

тетракораллы, у которых были развиты днища, пузыревидные образования и простой или сложный столбик (трехзонные кораллы, S–P). Иногда вся внутренняя полость коралла заполнена пузыревидными образованиями (пузырчатые кораллы, S–D). Кроме того, выделяется группа одиночных крышечных кораллов (S–D). Четырехлучевые кораллы появились в ордовике и существовали по пермь; при этом колониальные формы возникли позже (средний ордовик), чем одиночные (ранний ордовик). Ругозы обитали в основном в верхней сублиторали морских тепловодных бассейнов, могли участвовать в рифообразовании.

Подкласс Шестилучевые кораллы. Subclassis Hexacoralla

(греч. hexa — шесть; korallion — коралл)

Одиночные и колониальные организмы, особенно широко распространенные в современных тропических и субтропических морях. Это преимущественно стеногалинные формы, хотя некоторые из них, например актинии, встречаются и в бассейнах пониженной солености типа Черного и Белого морей. Вокруг щелевидного рта располагаются щупальца, число которых обычно кратно шести. В гастральной полости находится шесть или двенадцать мягких перегородок, нижние края которых свободно свисают вниз.

В состав этого подкласса входят как бесскелетные формы (актинии), так и те, которые имеют известковый скелет (склерактинии).

Отряд Scleractinia (T–Q). Одиночные и колониальные современные и ископаемые кораллы (рис. 126). Форма одиночных кораллов дисковидная, коническая, грибообразная, цилиндрическая, червеобразная с поперечником до 30 см. Форма колоний массивная, массивно-ветвистая или кустистая, высота колоний до 1 м, диаметр до 3 м. Поперечное сечение кораллитов в колониях круглое или многоугольное. Септы закладываются закономерно (см. рис. 122). Сначала появляется 6 септ, затем возникает еще 6. В результате формируется 12 секторов, в которых образуется 12 септ и т.д. По мере роста кораллита септы удлиняются и возникает от 2 до 6 циклов септ, приподнятых над чашкой. Во внутренней полости кораллитов наблюдаются днищеподобные и пузыревидные образования, а иногда и столбик. У некоторых склерактиний скелет состоит из кораллитов и промежуточного скелета, имеющего различное строение. Одиночные формы, подобно тетракораллам, могут иметь хорошо развитую эпитеку, которая в отличие от них не доходит до верхнего края, уступая место краевой зоне септ, выступающих наружу за пределы чашки.

Склерактинии появились в триасе; в среднем триасе они были и остаются до сих пор рифостроящими организмами, с ними

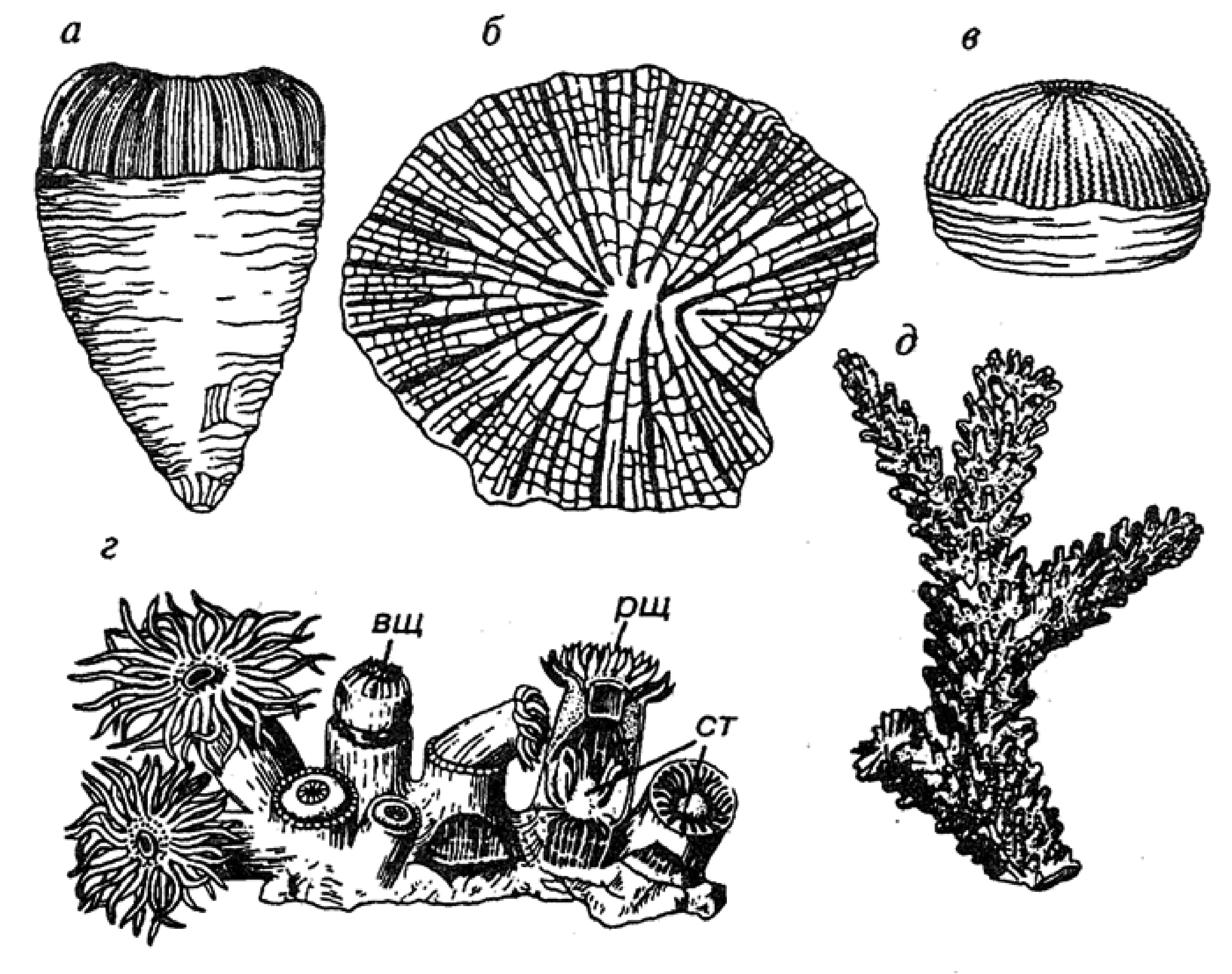


Рис. 126. Подкласс Hexacoralla (T–Q)
а–в — одиночные формы: *а*, *б* — Montlivaultia (J–K); *в* — Cyclolites (K–₽$_2$); *г*, *д* — колониальные формы: *г* — внешний вид современной формы, *д* — Acropora (₽$_2$–Q). вщ — втянутые щупальца, рщ — расправленные щупальца, ст — столбик

связано образование органогенных известняков. Современные рифостроящие шестилучевые кораллы приурочены к мелководью тепловодных бассейнов, где они живут на глубинах не свыше 90 м. Кроме того, в современных морях известны также глубоководные и холодноводные коралловые банки вплоть до глубин почти 1500 м. Одиночные склерактинии живут гораздо глубже — до 6000 м.

Подкласс Восьмилучевые кораллы. Subclassis Octocoralla

(греч. octo — восемь; korallion — коралл)

К этому подклассу относятся преимущественно колониальные животные, обитающие в морских бассейнах с нормальной соленостью. Они живут на всех глубинах, достигая глубоководных желобов ультраабиссали. Внешнее разнообразие восьмилучевых кораллов очень велико: они представлены различно окрашенными морскими перьями, красными, черными и голубыми кораллами, красными морскими органчиками и т.д. (рис. 127). Это



Рис. 127. Подкласс Octocoralla (V?, O–S, K–Q)
а — Tubipora (Q); *б* — Corallium (K–Q); *в* — Isis s.lato (₽–Q). и — известковые стержни, к — кораллит, пщ — перистые щупальца, сп — горизонтальные соединительные пластины

организмы прикрепленные, хотя некоторые морские перья могут передвигаться, подпрыгивая, или частично зарываться в осадок с помощью мускулистого основания.

Восьмилучевые кораллы имеют восемь перистых щупалец и восемь мягких мезентериальных перегородок в пищеварительной полости. Среди них есть формы скелетные и бесскелетные. Скелет имеет мезоглеальное положение и состоит из органических (роговых) и известковых спикул с различными примесями, расположенных изолированно или слившихся в плотную или «губчатую» ткань (рис. 128). Между кораллитами обычно располагается промежуточный скелет, представляющий собой результат деятельности общей мягкой ткани между ними. Размеры колоний октокораллов свыше 2 м в высоту.

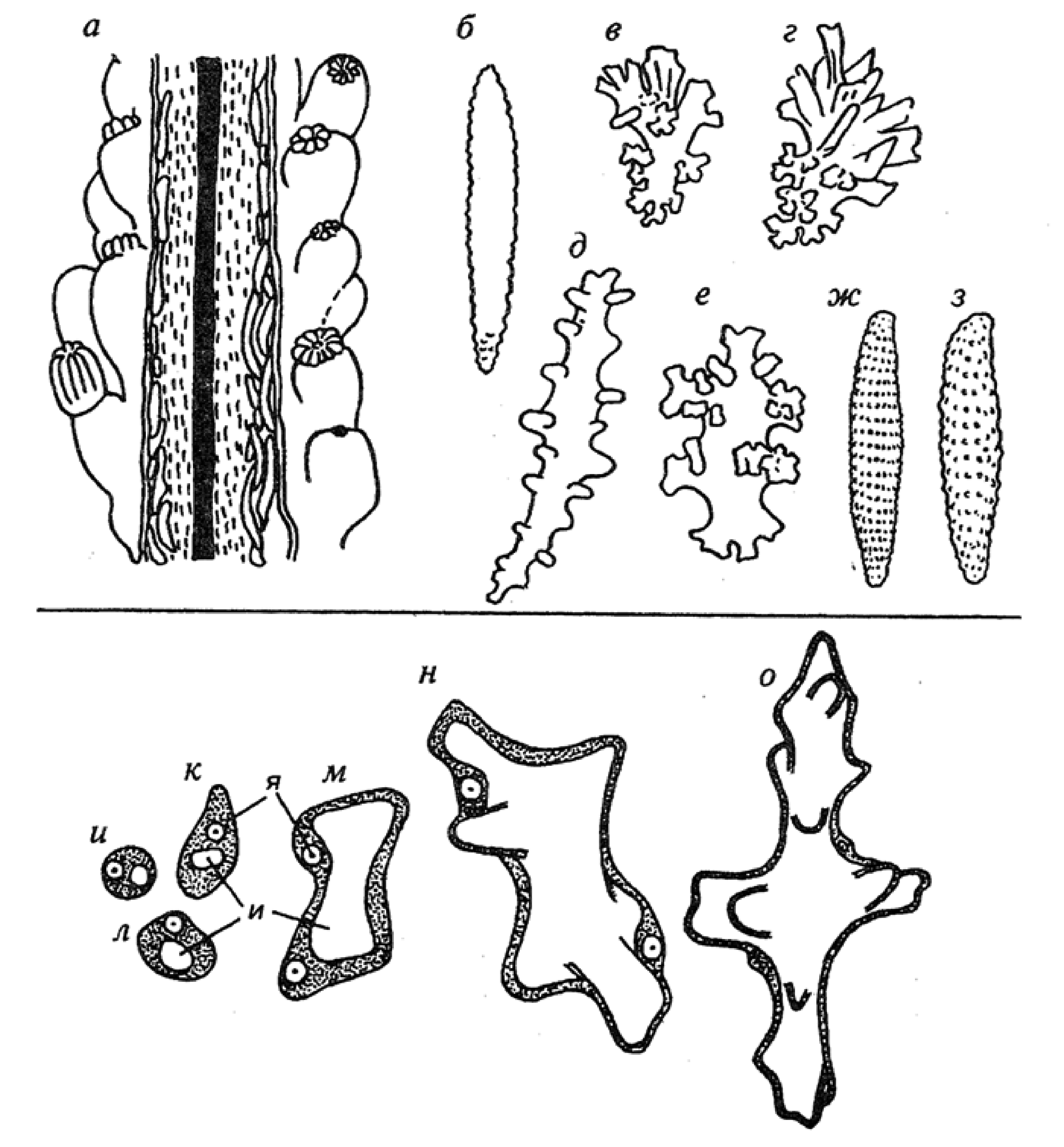


Рис. 128. Спикулы восьмилучевых кораллов (Schrock and Twenhofel, 1953; Bengston, 1981; Woodland, 1906)

а — фрагмент веточки современного коралла, на срединном срезе в центре виден органический стержень, вокруг него мелкие, а далее — крупные спикулы; на внешней поверхности полипы с щупальцами; *б–ж* — современные спикулы; *з* — силурийская спикула; *и–о* — последовательные стадии внутриклеточного образования известковой спикулы. и — известковый элемент, я — ядро клетки

Сведения о находках восьмилучевых кораллов отрывочны. Видимо, они появились в венде, где найдены отпечатки колониальных организмов, несколько напоминающие морские перья. Спикулоподобные элементы, сходные со спикулами октокораллов, встречены в отложениях ордовика и силура (см. рис. 128), а достоверные остатки известны с мела и поныне. Суммируя сказанное, геологический возраст октокораллов: венд?, ордовик — силур, мел — ныне.

ТИП ГРЕБНЕВИКИ. PHYLUM CTENOPHORA

(греч. kteis, ktenos — гребень; phoros — несущий)

Гребневики вместе с книдариями относятся к разделу радиальных двухслойных животных. Они объединяют бесскелетных одиночных морских животных, у которых имеется восемь гребных пластинок. У основной группы гребневиков эти пластинки, ориентированные радиально, способствуют активному планктонному образу жизни. Тело прозрачное, радиально-симметричное, овальное или мешковидное (рис. 129). Ротовое отверстие располагается на одном его конце, а на противоположном находится орган равновесия, или аборальный орган.

Для происхождения трехслойных животных наибольший интерес представляет небольшая группа гребневиков, перешедших к донному ползающему образу жизни. При этом тело становится двусторонне-симметричным, а главное, закладываются зачатки третьего зародышевого листка — мезодермы, что позволяет связывать появление трехслойных животных с гребневиками. В ископаемом состоянии гребневики не известны; в последнее время появились недостоверные указания на находки отпечатков гребневиков в девоне.

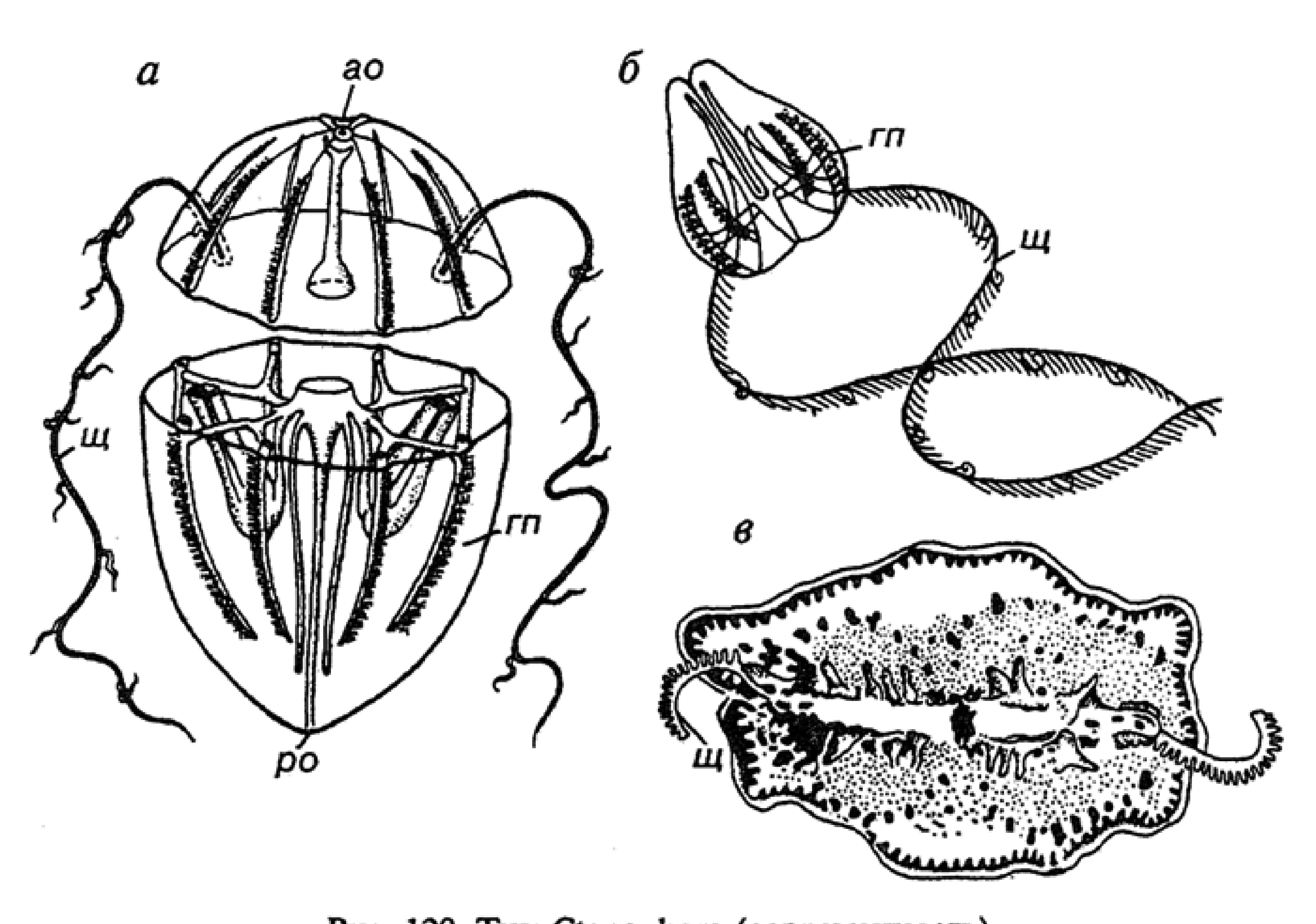


Рис. 129. Тип Ctenophora (современность)

а — схема строения гребневика; *б* — радиально-симметричный гребневик; *в* — двусторонне-симметричный гребневик. ао — аборальный орган, гп — гребные пластинки, ро — ротовое отверстие, щ — щупальца

РАЗДЕЛ ДВУСТОРОННЕ-СИММЕТРИЧНЫЕ, ИЛИ ТРЕХСЛОЙНЫЕ. DIVISIO BILATERIA, ИЛИ TRIBLASTICA

(лат. bi — два, дважды; lateralis, lateris — бок, сторона)

Двусторонне-симметричные трехслойные животные, у которых закладываются три зародышевых листка (см. рис. 78). В основном это формы водные, хотя многие черви, большинство членистоногих и некоторые моллюски вышли на сушу, а насекомые освоили и воздушную среду. Положение ротового отверстия на эмбриональной и взрослой стадиях, а также способ закладки мезодермы явились основой для выделения двух подразделов: первичноротые и вторичноротые. Трехслойные животные известны начиная с венда.

ПОДРАЗДЕЛ ПЕРВИЧНОРОТЫЕ. SUBDIVISIO PROTOSTOMIA

(греч. protos — первый; stoma — рот)

Первичноротые животные характеризуются тем, что ротовое отверстие взрослого организма располагается на месте бластопора зародыша, а мезодерма закладывается телобластическим способом (см. рис. 78). К этому подразделу относят от 9 до 26 типов, в учебнике описаны только пять.

ТИП ПРИАПУЛИДЫ. PHYLUM PRIAPULIDA

К приапулидам относятся низшие черви, представленные в современной фауне семью родами, число родов ископаемых также около семи.

Тело приапулид удлиненное, несегментированное, длиной от 2 до 10–15 см, с элементами радиальной симметрии. На переднем конце имеется расширенная часть — хоботок, а на заднем у некоторых форм присутствует хвостовая жабра (рис. 130). Хоботок иногда снабжен снаружи радиально расположенными шипиками и крючками, передний конец хоботка может заворачиваться внутрь тела. Пищеварительная система сквозная, животные преимущественно хищные. Простота организации приапулид проявляется в примитивном строении нервной системы, отсутствии кровеносной системы, дыхание осуществляется всей поверхностью тела. Животные раздельнополые, личинка не трохофорная.

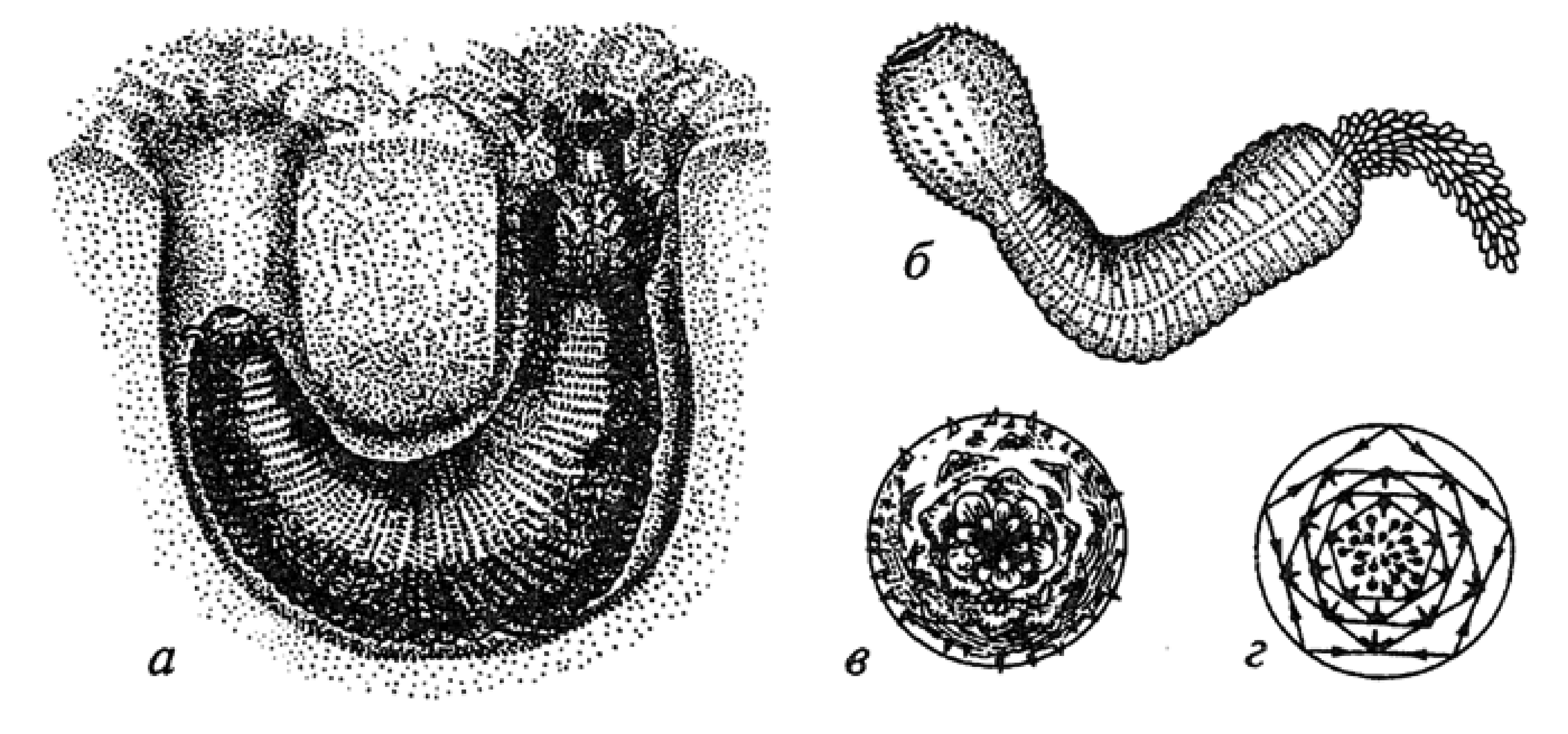


Рис. 130. Тип Priapulida ($Є_2$–Q)
а — реконструкция Ottoia ($Є_2$); *б* — Priapulus (Q); *в, г* — Halicryptus (Q): *в* — передний конец тела, *г* — схема расположения крючьев на переднем конце (*а* — Gould, 1989; *б–г* — Жизнь животных, 1968, т. 1)

Приапулиды ведут исключительно зарывающийся образ жизни, обитая в плотных песчаных и песчано-глинистых грунтах. Животные «забуриваются» в грунт с помощью сильно развитой мускулатуры. Сначала расширяется хоботок и увеличивается поперечник хода или норки, а затем туловище подтягивается вперед. За 1 час червь может продвинуться на расстояние 1 м. Характер движения тесно взаимосвязан с радиальной симметрией тела.

Приапулиды появились не позднее чем в кембрии. Они являлись постоянным компонентом сообществ, обитавших в море на плотных песчано-илистых грунтах. Об этом свидетельствуют находки приапулид в среднекембрийских сланцах Бёрджес (см. рис. 252). Средний кембрий — современность.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ. PHYLUM ANNELIDES

(лат. annellus — колечко)

Кольчатые черви обитают в водной и наземной среде. Их тело имеет метамерное строение, так как оно состоит из множества сегментов — «колечек», заключенных в кожно-мускульный мешок. В каждом сегменте повторяется набор органов почти всех систем. У аннелид хорошо развиты пищеварительная, кровеносная, половая, нервная, мышечная, выделительная и иногда дыхательная системы. Органы чувств концентрируются на переднем конце тела. Примитивные аннелиды имели на каждом сегменте параподии — выросты кожно-мускульного мешка.

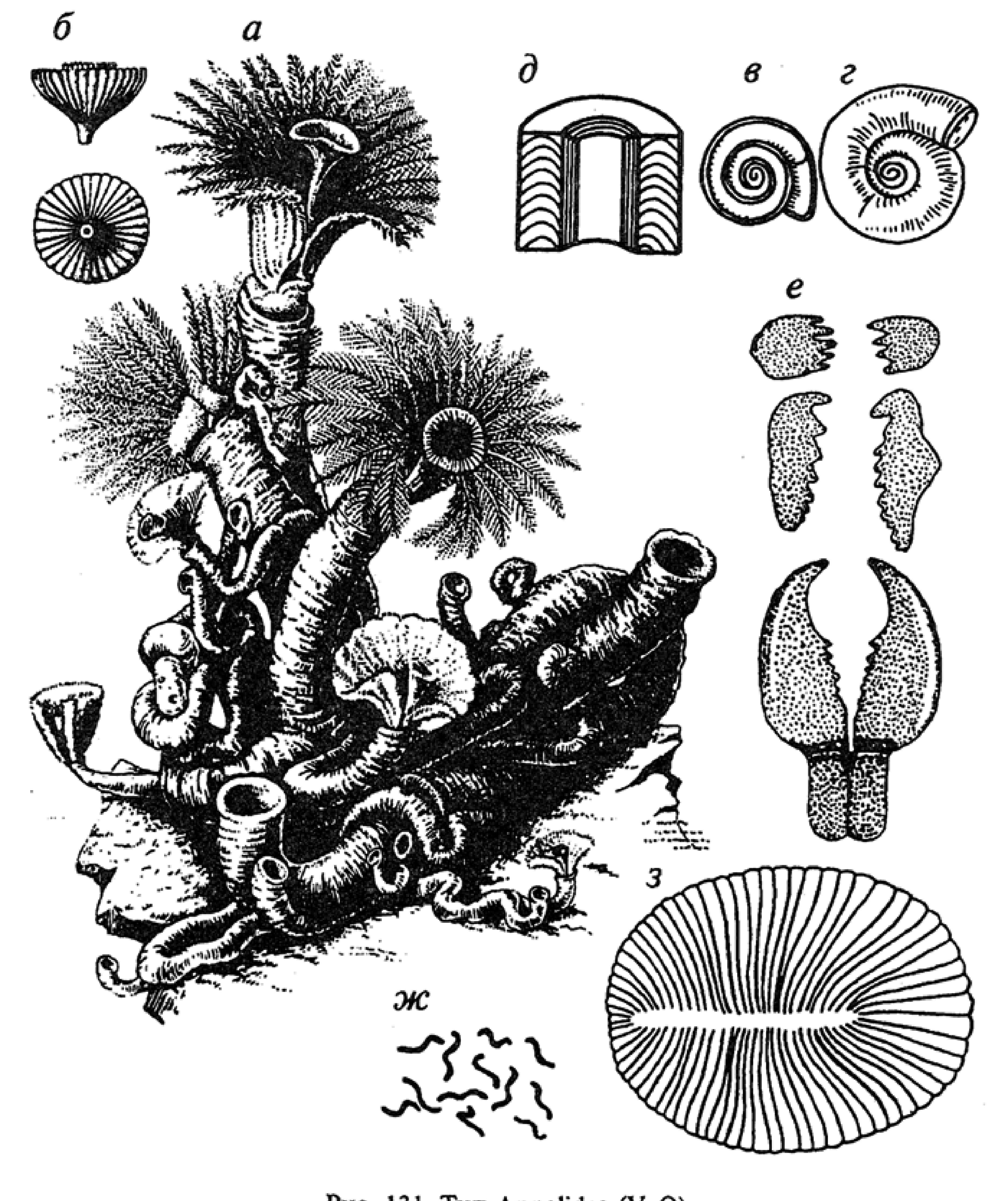


Рис. 131. Тип Annelides (V–Q)
а — Serpula (S–Q); *б* — крышечка; *в, г* — Spirorbis (O–Q); *д* — схема расположения кристаллов кальцита в известковой трубочке червя; *е* — сколекодонты — хитиновый челюстной аппарат; *ж* — следы ползания и проедания грунта; *з* — Dickinsonia (V)

Водные кольчатые черви иногда ведут неподвижный образ жизни и в этом случае строят агглютинированные, роговые, хитиновые или известковые трубки (рис. 131). Форма трубок различна: от удлиненных слабоизогнутых до неправильно изгибающихся или почти плоскоспиральнозавитых. При массовых поселениях известковые трубки рода Serpula и близких ему родов могут давать серпулиты. Иногда в ископаемом состоянии сохраняются

крышечки, подобные таковым у современных форм, а также хитиновый челюстной аппарат — сколекодонты.

Наиболее древние кольчатые черви были бесскелетными организмами. Начиная с венда известны разнообразные следы ползания, проедания грунта и зарывания в него. Это результат жизнедеятельности различных организмов, в том числе и аннелид. Следы ползания и проедания грунта называются *биоглифы* и являются одной из разновидностей иероглифов. Кольчатые черви играют значительную роль в процессе биотурбации, т.е. в процессе переработки осадка, при зарывании в грунт и пропускании осадка через кишечник.

С кембрия и до наших дней встречаются аннелиды с известковым скелетом. Современные морские формы живут на различных глубинах вплоть до ультраабиссали. Они, в частности помпейский червь, входят в сообщества денсали.

Кольчатые черви являются предками членистоногих и моллюсков, с которыми их сближают единый тип развития зародыша (эмбриогенез) и сохранение в той или иной степени метамерности, что свойственно членистоногим и некоторым низшим моллюскам. Эмбриональное развитие завершается формированием личинки трохофорного типа (см. рис. 78).

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ. PHYLUM ARTHROPODA

(греч. arthron — сустав; pous, podos — нога)

Трехслойные первичноротые двусторонне-симметричные животные, произошедшие от кольчатых червей. Тело членистоногих имеет метамерное строение. Оно состоит из 8–180 сегментов, различно сросшихся между собой, и членистых конечностей (рис. 132). Современные формы населяют воду, сушу и воздух. К ним принадлежат раки, крабы, скорпионы, клещи, пауки, насекомые (рис. 133). Это наиболее многочисленный из всех типов, на его долю приходится около 3 млн видов, что составляет более половины от общего числа видов царства животных; главенствующая роль приходится на долю насекомых.

У членистоногих присутствуют следующие системы: пищеварительная, нервная, кровеносная, дыхательная, половая, мышечная, выделительная — и хорошо развиты органы чувств, в том числе простые и сложные глаза. Сложные глаза состоят из множества простых с общим внешним покровом (голохроические) либо каждый простой глазок заключен в самостоятельную капсулу (шизохроические).

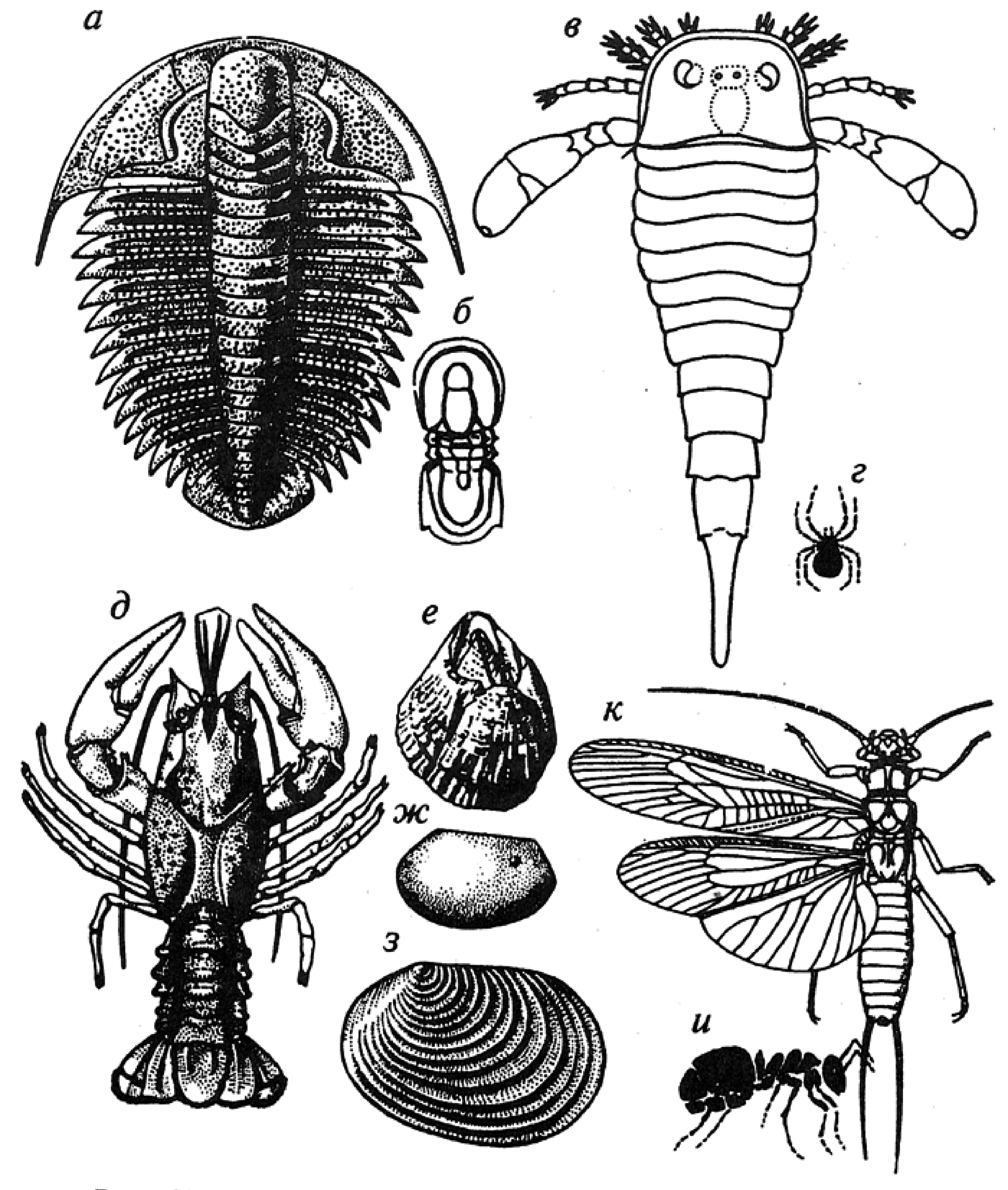


Рис. 132. Схема строения основных представителей членистоногих
а, б — подтип Trilobitomorpha, класс Trilobita: *а* — подкласс Polymera, *б* — подкласс Miomera; *в, г* — подтип Chelicerata: *в* — эвриптерус, *г* — паук; *д–з* — подтип Crustaceomorpha, класс Crustacea: *д* — панцирь рака, *е* — известковый домик усоногого рачка, *ж* — известковая створка остракоды, *з* — хитиновая створка листоногого рачка; *и, к* — подтип Tracheata, класс Insecta: *и* — муравей, *к* — крылатое насекомое

Тело защищено хитиновым скелетом в виде панциря, створок, щитков и т.д. Скелет в различной степени может пропитываться углекислым кальцием или фосфатом кальция. Жесткий хитиновый скелет препятствует росту животного, поэтому для большинства членистоногих характерна линька, при этом панцирь или

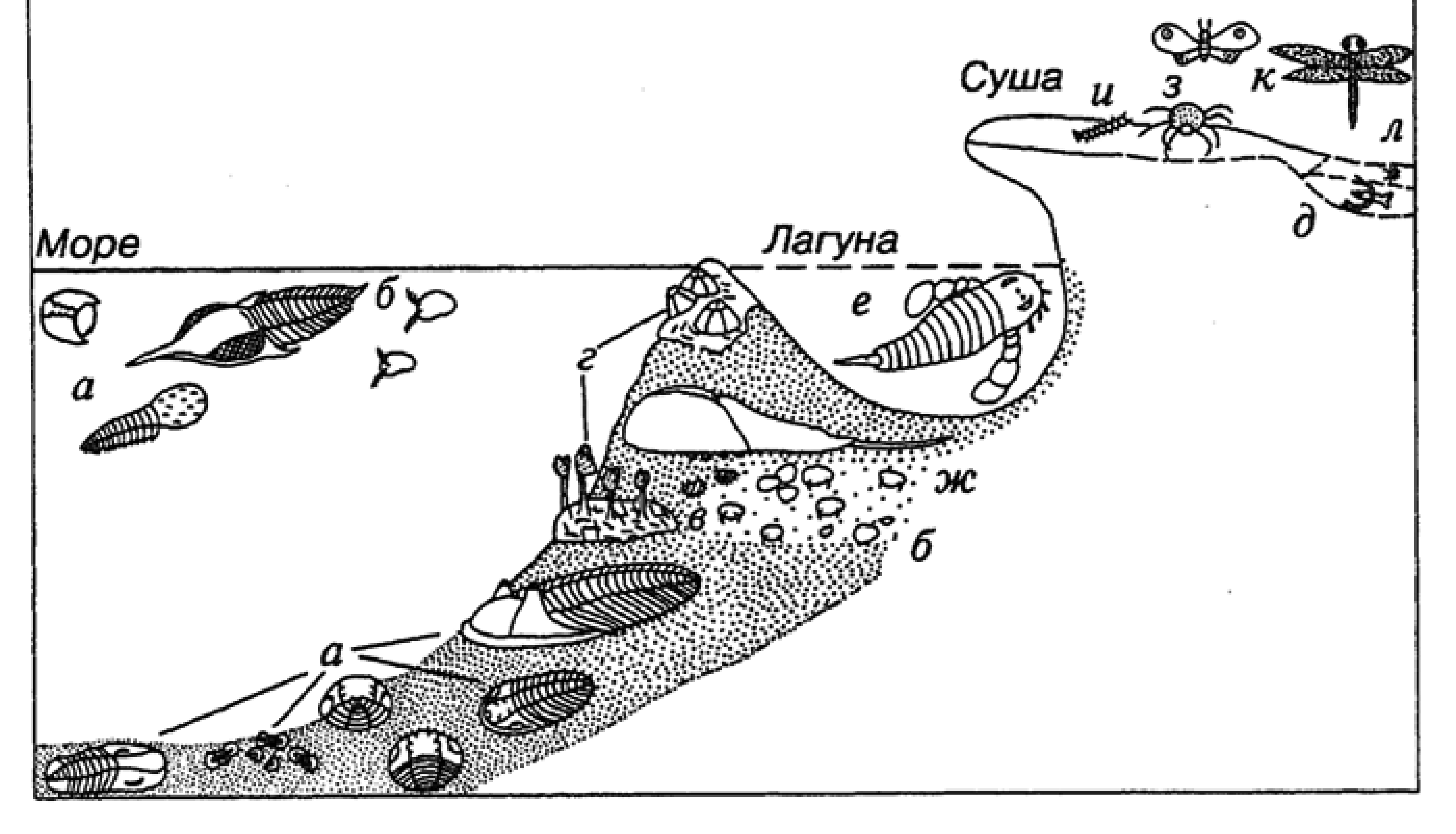


Рис. 133. Образ жизни и условия обитания членистоногих

а — трилобиты; *б–д* — ракообразные: *б* — ракушковые рачки, *в* — листоногие рачки, *г* — усоногие рачки, *д* — рак; *е–з* — хелицеровые: *е* — эвриптерус, *ж* — мечехвост, *з* — паук; *и–л* — трахейнодышащие: *и* — многоножки, *к, л* — насекомые

створки сбрасываются. Мягкое тело растет преимущественно между линьками. Некоторые членистоногие не линяли, их скелет надстраивался и увеличивался в размерах.

При разделении членистоногих на подтипы основное внимание уделяется строению головного отдела и особенностям конечностей этого отдела, а также специфике органов дыхания. Ниже описаны четыре подтипа: трилобитообразные, ракообразные, хелицеровые и трахейные. Членистоногие появились в докембрии, достоверные находки известны начиная с венда; в геологическом отношении наиболее важны трилобиты.

ПОДТИП ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ. SUBPHYLUM TRILOBITOMORPHA

Класс Трилобиты. Classis Trilobita

(лат. tri — три; греч. lobos — доля)

К подтипу вымерших трилобитообразных животных относят до десяти различных классов. Наиболее многочислен и разнообразен класс трилобитов, существовавший только в палеозое. В ископаемом состоянии от них сохраняются панцири и отпечатки, лишь в исключительных случаях можно наблюдать строение конечностей, глаз, пищеварительного тракта и т.д.

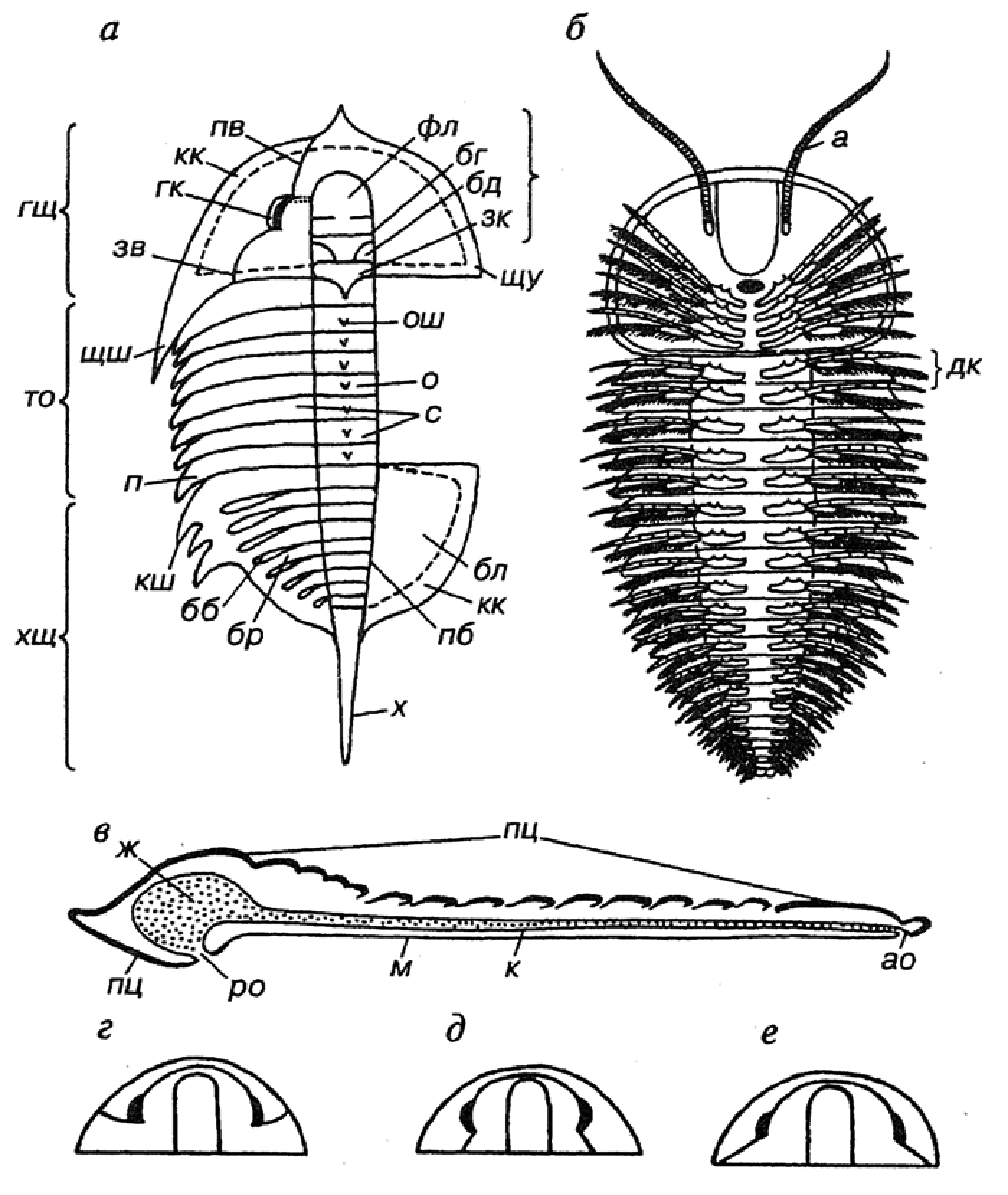


Рис. 134. Схема строения трилобитов

а — вид сверху; *б* — реконструкция трилобита с брюшной стороны; *в* — продольный разрез; *г–е* — типы лицевых швов: *г* — переднещечный, *д* — заднещечный, *е* — угловощечный. а — антеннулы, ао — анальное отверстие, бб — боковые борозды, бг — борозды глабели, бд — базальные дольки, бл — боковые лопасти, или плевры, бр — боковые ребра, г — глабель, гк — глазные крышки, гщ — головной щит, дк — двуветвистые конечности, ж — желудок, зв — задняя ветвь лицевых швов, зк — затылочное кольцо, к — кишечник, кк — краевая кайма, кш — краевые шипы, м — мембрана, о — осевая часть панциря, ош — осевые шипы, п — плевры, пб — продольные борозды, пв — передние ветви лицевых швов, пц — панцирь, ро — ротовое отверстие, с — сегменты, то — туловищный отдел, фл — фронтальная лопасть глабели, х — хвостовой шип, хщ — хвостовой щит, щу — щечный угол, щш — щечные шипы

Панцирь хитиноидный, пропитанный карбонатом, реже фосфатом кальция, защищал животное сверху, полностью закрывая спинную сторону. На брюшную сторону панцирь по бокам подворачивался в виде каймы — дублюры (рис. 134). Под головным щитом панцирь доходил до ротового отверстия (гипостома) и немного заходил за него (метастома). Основная часть брюшной стороны была закрыта кожистым покровом — мембраной. Панцири трилобитов имеют преимущественно вытянутую эллипсовидную форму, их длина колеблется от нескольких миллиметров до 76 см. Панцирь разделен продольно и поперечно. Выделяются головной щит, туловищный отдел и хвостовой щит. Продольные борозды обособляют осевую часть и две боковые, что и определило название *трилобиты*. Осевая часть головного щита называется *глабель*, а туловищного отдела и хвостового щита — *рахис*, краевые части головного щита обособляются в щеки, а соответствующие края туловищного отдела и хвостового щита являются плеврами.

Головной щит представляет единое образование, возникшее за счет слияния пяти сегментов. Он имеет трапециевидную, треугольную, овальную, полукруглую или округлую форму. На нижней стороне головного щита находилось 5 пар членистых конечностей. Первая пара была длиннее остальных и по аналогии с современными членистоногими, видимо, представляла антенны. Элементы сегментации частично сохраняются на глабели, имеющей шаровидную, грушевидную или цилиндрическую форму. В ее основании могут обособляться базальные доли и затылочное кольцо. Боковые части головного щита — щеки — обычно уплощены, а глабель приподнята. На щеках располагались глаза, через них проходили лицевые швы, которые разделяли щеки на подвижные и неподвижные. В действительности, в период между линьками и первые и вторые были одинаково неподвижны, а с началом линьки по лицевым швам отделялись подвижные щеки и освобождались глаза, что приобретало особенно важное значение в этот период.

Лицевые швы начинались на переднем крае головного щита, проходили вдоль глаз, а далее либо продолжались в том же направлении, доходя до границы головного щита и туловищного отдела, либо, изменяя направление, оканчивались в углах или на боковой стороне головного щита. Поэтому выделяют три основных типа лицевых швов: заднещечные, угловощечные и переднещечные.

По краям головного щита могли располагаться щечные шипы, а на его переднем конце нередко наблюдается заострение, иногда переходящее в шип. У некоторых трилобитов по краям головного щита имелась уплощенная краевая кайма — лимб.

Число подвижно сочлененных сегментов туловищного отдела колебалось от 2 до 44. В осевой части сегменты приподняты, а по бокам уплощены, могли присутствовать осевые и краевые шипы. Каждый сегмент нес пару двуветвистых конечностей, верхняя ветвь служила для плавания и дыхания, а нижняя — для передвижения по дну. Хвостовой щит возник в результате слияния сегментов, число которых может превышать 30; он мог оканчиваться осевым и краевыми шипами. Сегментация хвостового щита редко полная, чаще частичная, изредка утрачивается полностью.

О внутреннем строении трилобитов известно немного. На брюшной стороне в передней части животного находилось ротовое отверстие. За коротким пищеводом следовал желудок, расположенный под глабелью, а длинный кишечник протягивался под туловищным отделом панциря.

Трилобиты населяли моря палеозоя, они вели донный образ жизни, но имелись и пелагические формы. Среди них, видимо, были формы растительноядные, илоеды и падалееды. Уже в венде встречены бесскелетные трилобитообразные, а находки собственно трилобитов известны с кембрия до перми. Наиболее важны трилобиты для стратиграфии кембрийских и ордовикских отложений, меньшее значение они имеют для силура и низов девона, в карбоне и перми это была угасающая группа.

По числу сегментов туловищного отдела выделяются два подкласса: малочленистые и многочленистые.

Подкласс Малочленистые. Subclassis Miomera

(греч. meion — меньший, меньше; meros — часть)

Мелкие трилобиты простого строения, туловищный отдел которых состоял из двух или трех сегментов (рис. 135). Головной и хвостовой щиты сходны по строению и размерам. Лицевые швы переднещечного типа, чаще глаза и лицевые швы отсутствуют. Панцирь в длину не более 2,5 см, обычно от 4 до 10 мм. Миомеры существовали только в раннем палеозое: кембрий — ордовик; повсеместно.

Рис. 135. Подкласс Miomera (Є–О)
Схема строения спинного панциря агностид. г — головной щит, гл — глабель, р — рахис, т — туловищный отдел, х — хвостовой щит

Подкласс Многочленистые. Subclassis Polymera

(греч. poly — много; meros — часть)

Трилобиты средних и крупных размеров, в туловищном отделе которых насчитывается от 5 до 44 сегментов (рис. 136–138). Головной и хвостовой щиты отличаются строением, а иногда и размерами. Лицевые швы переднещечного, заднещечного и угловощечного типа.

Представители этого подкласса вели ползающий, иногда полузарывающийся образ жизни, у последних глаза могли редуцироваться либо приподниматься на стебельках. Небольшое число форм приспособилось к обитанию в толще воды, у них, как правило, была вздутая глабель, различные шипы и заострения на панцире и обычно гипертрофированные глаза.

Многочленистые трилобиты существовали с кембрия до перми, максимум разнообразия приходился на кембрийский и ордовикский периоды. В эволюции трилобитов отчетливо прослеживается тенденция к постепенному уменьшению сегментации хвостового и головного щитов. Так, базальное кольцо глабели и боковые насечки имелись у большинства кембрийских и почти у половины ордовикских и силурийских родов. Начиная с девона преобладали трилобиты, утратившие признаки сегментации. Параллельно с этим увеличивались размеры хвостового щита, первоначально головной щит был существенно крупнее хвостового, в дальнейшем размеры щитов относительно выравниваются.

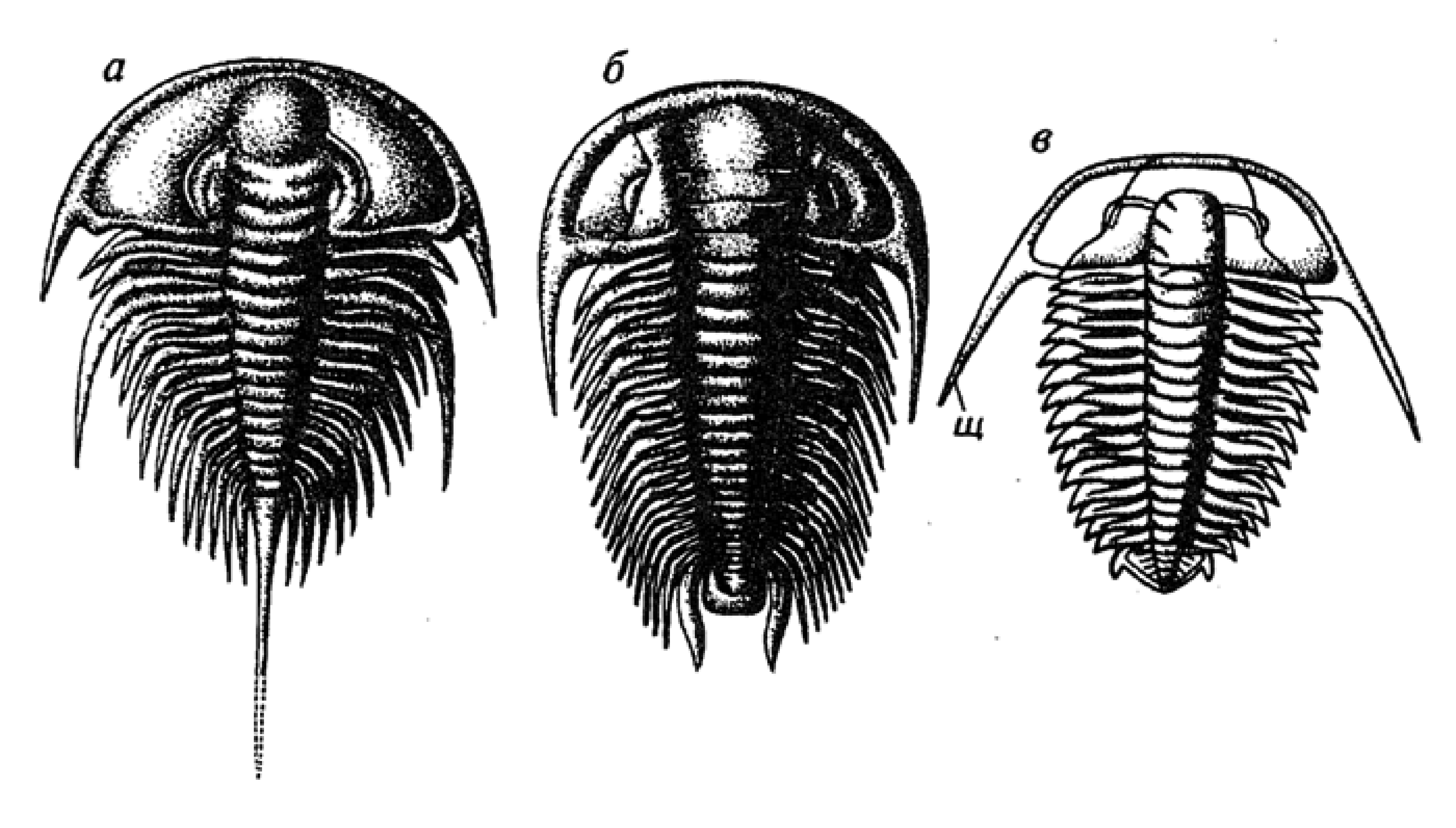


Рис. 136. Подкласс Polymera (Є–P)
Кембрийские трилобиты: *а* — Olenellus ($Є_1$); *б* — Paradoxides ($Є_2$); *в* — Olenus ($Є_3$). щ — щечный шип

Рис. 137. Подкласс Polymera (Є–Р)

Ордовикские и силурийские трилобиты: *а* — Trinucleus (O_{1-2}); *б*, *в* — Asaphus (O_{1-2}) в свернутом (*б*) и расправленном (*в*) положениях; *г* — Illaenus (O); *д*, *е* — Pliomera (O_{1-2}) в свернутом положении. г — фасеточные глаза на стебельках, гл — глабель

Рис. 138. Подкласс Polymera (Є–Р)

Силурийские, девонские и каменноугольные трилобиты: *а* — Phacops (S–D); *б* — Odontochile (D_{1-2}); *в*, *г* — Harpes (D_2), сверху (*в*) и сбоку (*г*)

31–2697

ПОДТИП РАКООБРАЗНЫЕ. SUBPHYLUM CRUSTACEOMORPHA

Класс Ракообразные. Classis Crustacea

(лат. crustaceus — имеющий раковину или корку)

Подтип ракообразных рассматривается в объеме одного класса, к которому относятся морские, солоноватоводные и пресноводные членистоногие. Дыхание осуществляется с помощью жабр, что определило второе название подтипа — Branchiata. Раки, крабы, омары, лангусты можно объединить в группу высших раков и противопоставить их низшим ракам; иногда названные группы рассматриваются в ранге подклассов. Тело ракообразных состоит из трех отделов: голова, грудь и брюшко. Головной отдел образован пятью слившимися сегментами и несет две пары антенн и три пары челюстей. Грудной и брюшной отделы устроены различно. Ракообразные имеют хитиновый или известковый скелет в виде панциря, двустворчатой раковины или домика.

Ракообразные насчитывают до 30 тысяч видов и подразделяются на подклассы числом около 10. Наиболее мелкие формы не превышают миллиметра, а наиболее крупные приближаются к метру. В ископаемом состоянии значительно чаще встречаются остатки низших ракообразных, наиболее важны остракоды, филлоподы (конхостраки) и усоногие рачки, имеющие различный таксономический ранг.

Листоногие рачки — Phyllopoda (D–Q) — обычно рассматриваются в ранге отряда. У конхостраков тело рачка заключено в двустворчатую раковину небольших (до 3 см) размеров. Тонкая хитиновая раковина имеет полосы нарастания (от 4 до 90), т.е. филлоподы не сбрасывали раковину, хотя хитиноидный покров рачка обновлялся несколько раз в течение жизни (рис. 139). Между полосами роста, даже при небольшом увеличении, наблюдается

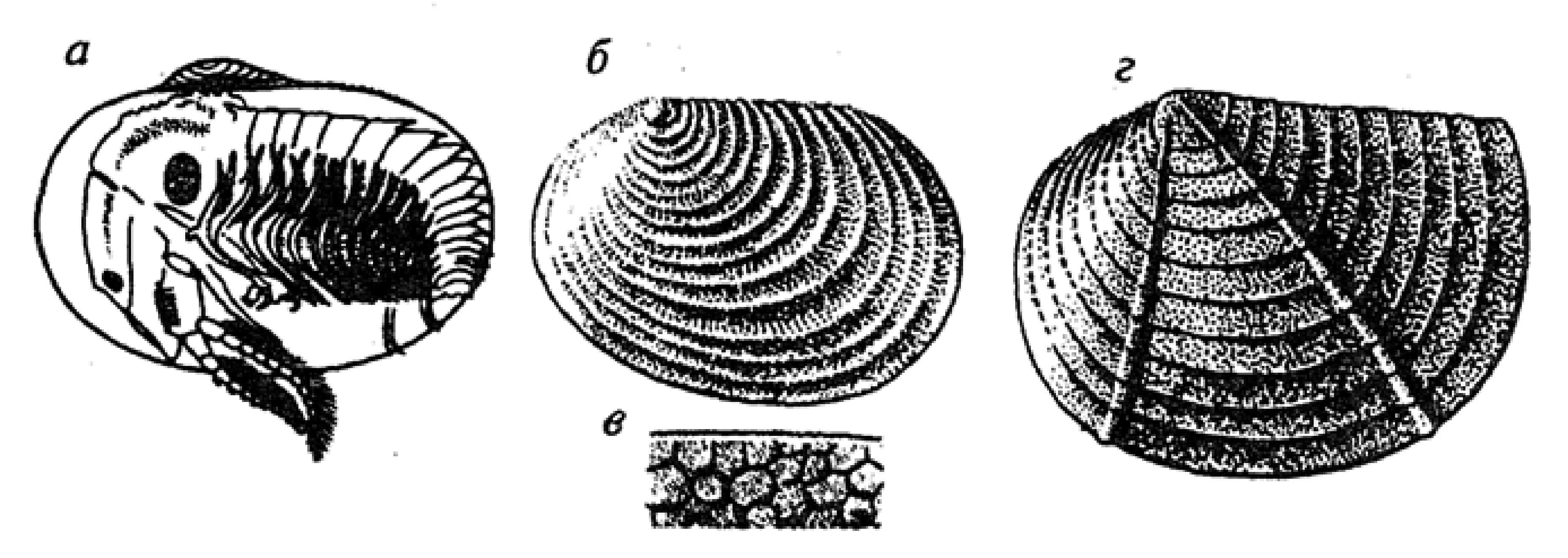


Рис. 139. Отряд Листоногие рачки (D–Q)
а — положение рачка в раковине; *б, в* — Pseudestheria (D–K): *б* — внешний вид раковины, *в* — микроскульптура (сильно увел.); *г* — Hemicycloleaia (C–P)

различная микроскульптура. Сегменты грудного отдела несут листовидные конечности, что определило название отряда (греч. phyllon — лист, пластинка; pous, podos — нога). Филлоподы живут в пресных и солоноватоводных водоемах, а единичные ископаемые, возможно, существовали и в мелководье морей. Филлоподы имеют важное значение для стратиграфии континентальных отложений.

Ракушковые рачки — Ostracoda (Є–Q) — рассматриваются в ранге одного из подклассов или классов ракообразных (рис. 140). Их тело защищено известковой двустворчатой раковиной микроскопических размеров, хотя палеозойские формы могли достигать 0,5–3 см. Ракушковые рачки линяли, о чем свидетельствует отсутствие линий нарастания. Число линек достигает 9. Тело остракод не имеет сегментации, оно несет от одной до трех пар конечностей и обычно оканчивается вильчатым придатком — фуркой. На голове присутствуют антеннулы, антенны и еще две пары измененных конечностей (мандибулы и максиллы). Имеется 3 или 2 глаза: два сложных (фасеточных) и один простой.

Раковина остракод может быть гладкой или скульптированной бугорками, ребрами, шипами и т.д. Створки сочленяются вдоль верхнего — смычного — края с помощью связки, а их смещению препятствуют выступы, расположенные вдоль смычного края одной

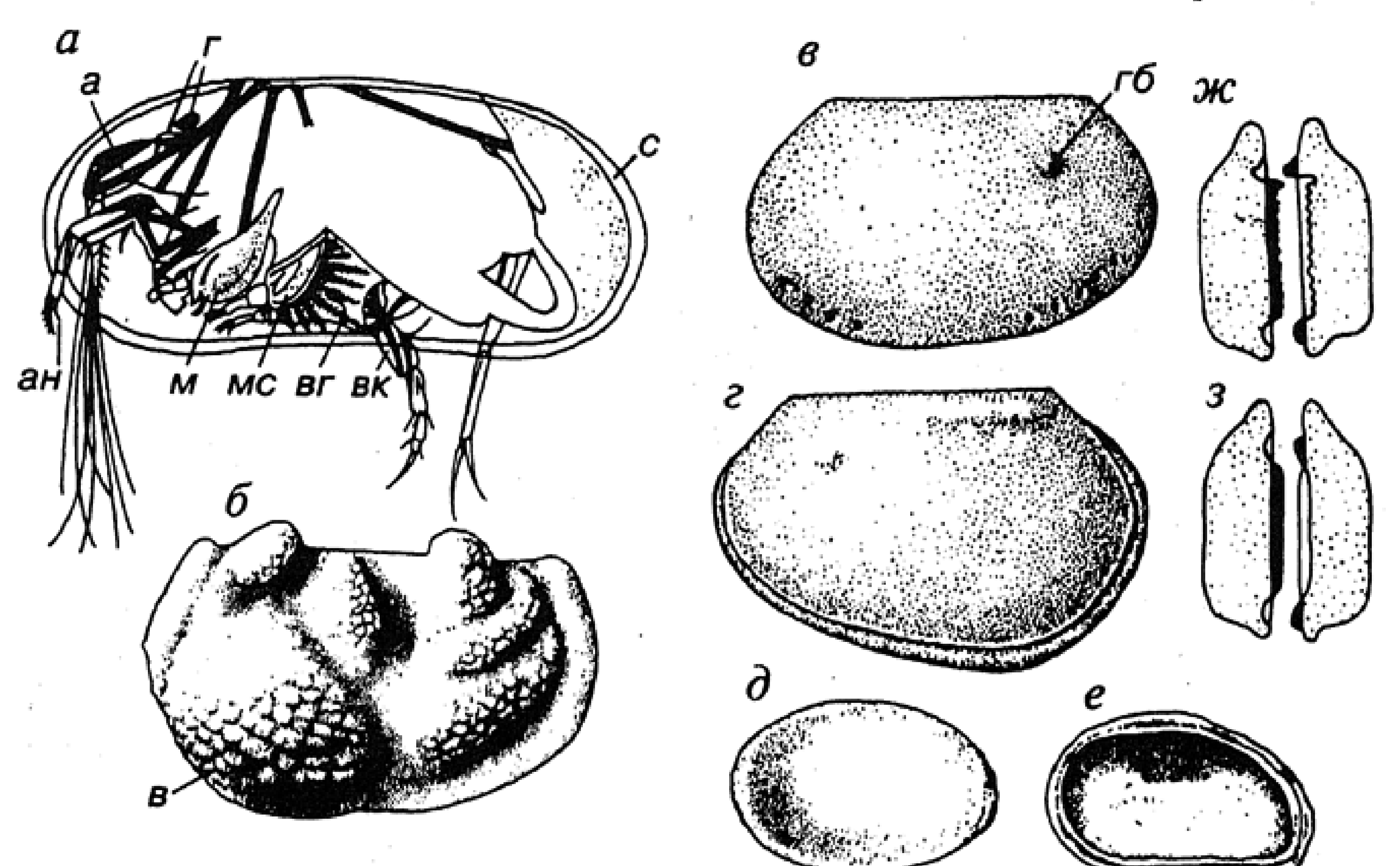


Рис. 140. Подкласс Ракушковые рачки, или Остракоды (Є–Q)
а — схема расположения внутренних органов; *б* — Beyrichia (S–D_2); *в*, *г* — Leperditia (S–D); *д*, *е* — Cytherella (J–Q); *ж*, *з* — схема строения замка (зубы показаны черным, ямки и борозды — светлым). а — антеннула, ан — антенна, в — выводковая камера, вг — 1-я грудная конечность, вк — 2-я грудная конечность, г — глаз, гб — глазной бугорок, м — мандибула, мс — максилла, с — створка

31*

створки, и соответствующие им углубления на другой створке. Эта система сочленения называется *замок*. Функцию закрывания створок выполняет мускул, от него на внутренней поверхности створок наблюдаются многочисленные отпечатки различной конфигурации. Остракоды раздельнополы, что отражается на строении раковины. Ныне остракоды обитают в морских, солоноватоводных, пресноводных и гиперсоленых бассейнах, где ведут бентосный и планктонный образ жизни.

Усоногие рачки — Cirripedia (Є–Q) — один из подклассов ракообразных, ведущий прикрепленный образ жизни (рис. 141). Тело усоногих рачков защищено известковыми пластинками, образующими домик с крышечкой и плоским основанием (морские желуди) или чехол, опирающийся на кожистый стебель (морские уточки). Внутри домика рачок спинной стороной тела прикреплен к его основанию; у него редуцирован головной отдел и плохо развиты ротовые конечности. Шесть пар двуветвистых конечностей — усиков — совершают колебательные и хватательные движения и создают ток воды к ротовому отверстию. В ископаемом состоянии начиная с кембрия встречаются изолированные пластинки и очень редко целые домики. В настоящее время усоногие живут в морских и солоноватоводных бассейнах, обитая на твердых субстратах бентали (бентос) и пелагиали (псевдопланктон). Глубины обитания бентоса — вплоть до денсали и ультраабиссали.

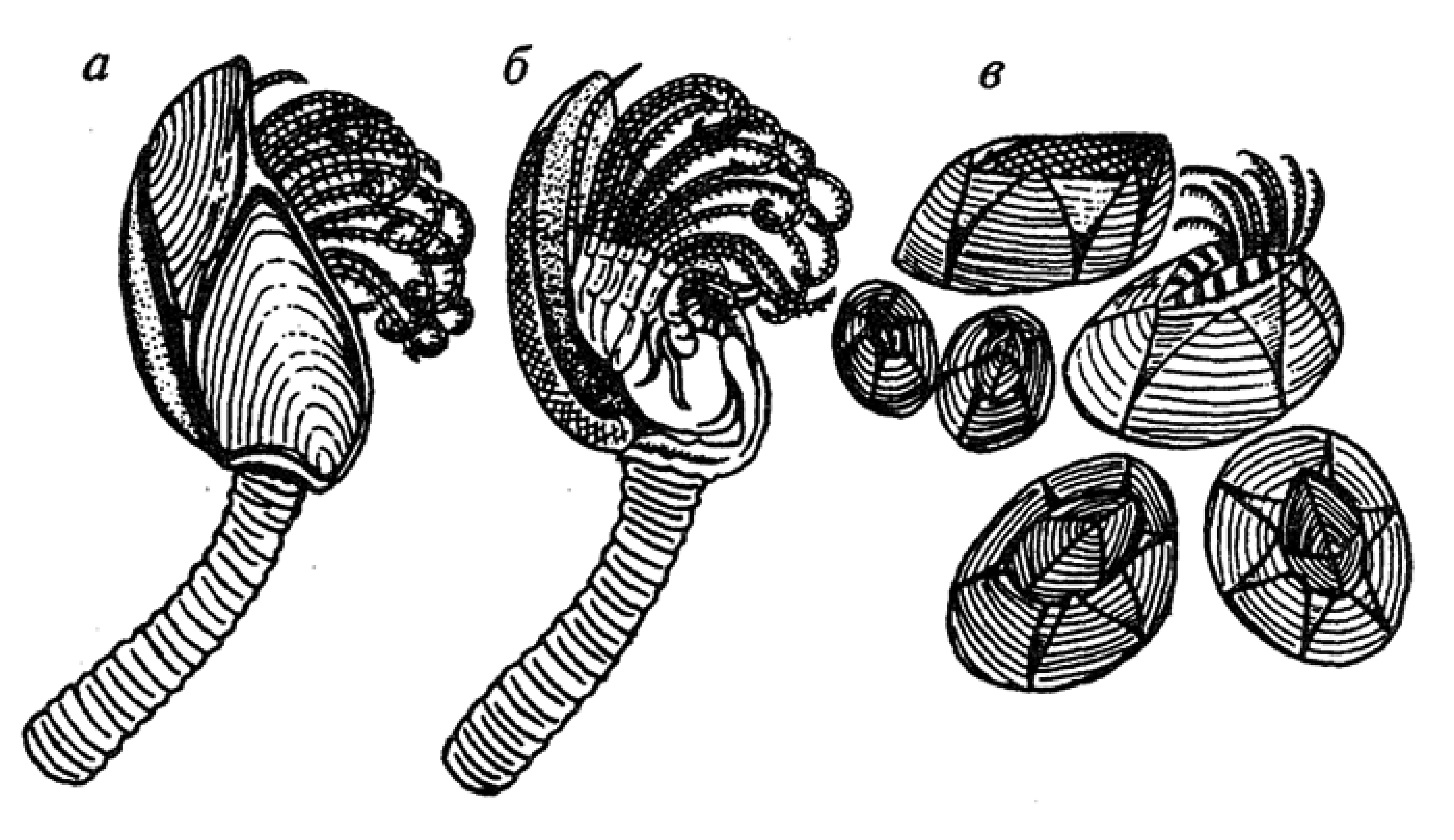


Рис. 141. Подкласс Усоногие рачки (Є–Q)
а, б — Lepas ($₽_2$–Q): *а* — внешний вид, *б* — положение рачка внутри домика, видны конечности; *в* — Balanus s. lato ($₽_2$–Q)

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ. SUBPHYLUM CHELICERATA

(греч. chele — коготь, раздвоенный; keras — рог)

Водные и наземные членистоногие, из которых наиболее известны пауки, скорпионы и мечехвосты. Наряду с мелкими формами (размером менее 1 мм) встречаются и очень крупные — почти двухметровые гиганты. Тело состоит из головогруди и брюшка. Головогрудь образована из шести сегментов и несет шесть пар конечностей; первая пара преобразована в раздвоенные клешни — хелицеры, что определило название подтипа. Брюшко, как правило, состоит из различного числа сегментов, причем конечности этого отдела преимущественно редуцированы или специализированы и видоизменены. Водные хелицеровые дышат жабрами, а наземные — трахеями или легкими. Хитиноидный скелет хелицеровых в виде щита или панциря покрывает либо только головогрудь, либо все тело животного.

В подтипе хелицеровых выделяются два класса или более; геологическое значение имеют представители класса меростомовых. Кембрий — современность.

Класс Меростомовые. Classis Merostomata

Подкласс Эвриптероидеи. Subclassis Eurypteroidea

(греч. eurys — широкий; pteron — крыло)

Класс меростомовых включает мечехвостовых и эвриптероидей; если первые существовали в прошлом и продолжают существовать в современных морских бассейнах, то вторые жили только в палеозойскую эру преимущественно в солоноватоводных и пресных водоемах (рис. 142).

Удлиненное тело эвриптероидей заключено в хитиновый панцирь. Головогрудь представляет единое несегментированное образование в виде щита с шестью парами конечностей, отличающихся друг от друга морфологией и функцией. Хелицеры клешневидной формы, вторая–пятая конечности являлись ходильными ногами и служили для передвижения. Широкая уплощенная шестая пара конечностей выполняла функцию плавания. Имелось две пары глаз. Сложные крупные глаза (фасеточные) располагались по бокам или у края в передней части панциря. Сильно сближенные маленькие простые глазки находились в осевой части.

Сегментированное брюшко состояло из 12 подвижно сочлененных сегментов, которые постепенно сужались к заднему концу. Брюшко не имело конечностей и оканчивалось шипом — тельсоном или расширенной двулопастной пластинкой, выполнявшей функцию плавника.

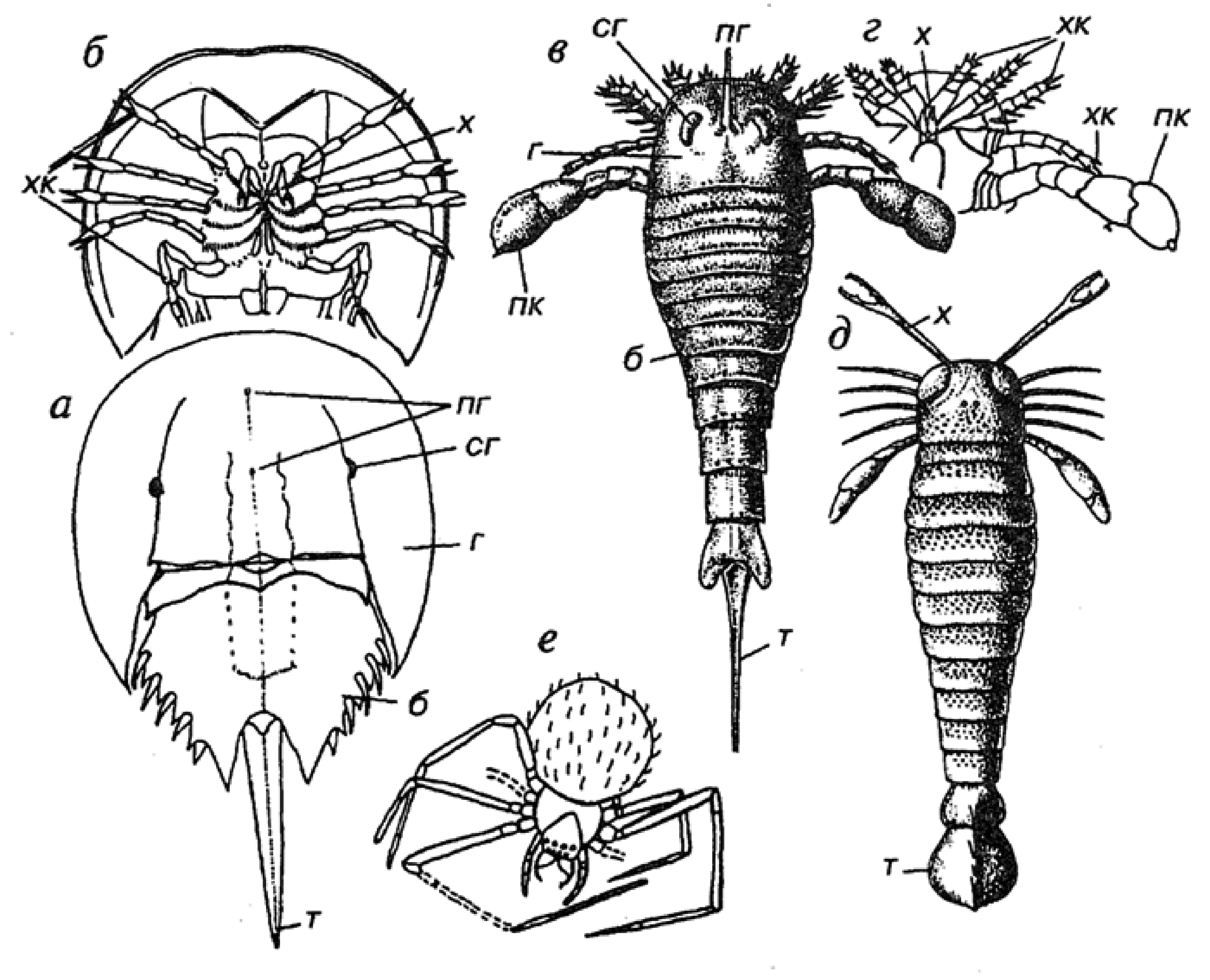


Рис. 142. Подтип Chelicerata (Є–Q)
а, б — мечехвост Limulus (Q): *а* — вид со спинной стороны, *б* — вид с брюшной стороны; *в, г* — Eurypterus (S_2–D_1): *в* — вид со спинной стороны, *г* — вид с брюшной стороны; *д* — Acutiramus (S–D); *е* — паук Misumena (₽). б — брюшко, г — головогрудь, пг — простой глаз, пк — плавательная конечность, сг — сложный глаз, т — конечный сегмент (тельсон), х — хелицеры, хк — ходильные конечности

Эвриптероидеи существовали с ордовика до перми, в силуре и девоне они испытали расцвет. Это были крупные формы (до 2 м); они вели плавающий придонный и ползающий донный образ жизни.

ПОДТИП ТРАХЕЙНЫЕ. SUBPHYLUM TRACHEATA

Класс Насекомые. Classis Insecta

(лат. insectum — насекомое)

Среди трахейных наиболее многочисленны насекомые, имеющие длину от 0,2 мм до 33 см. Их тело состоит из головы, груди и брюшка, покрытых хитиновой оболочкой — кутикулой (рис. 143). На голове, образованной, как правило, за счет слияния четырех сегментов, находятся глаза и четыре пары конечностей. Первая пара представлена антеннами, а три последующие преобразованы

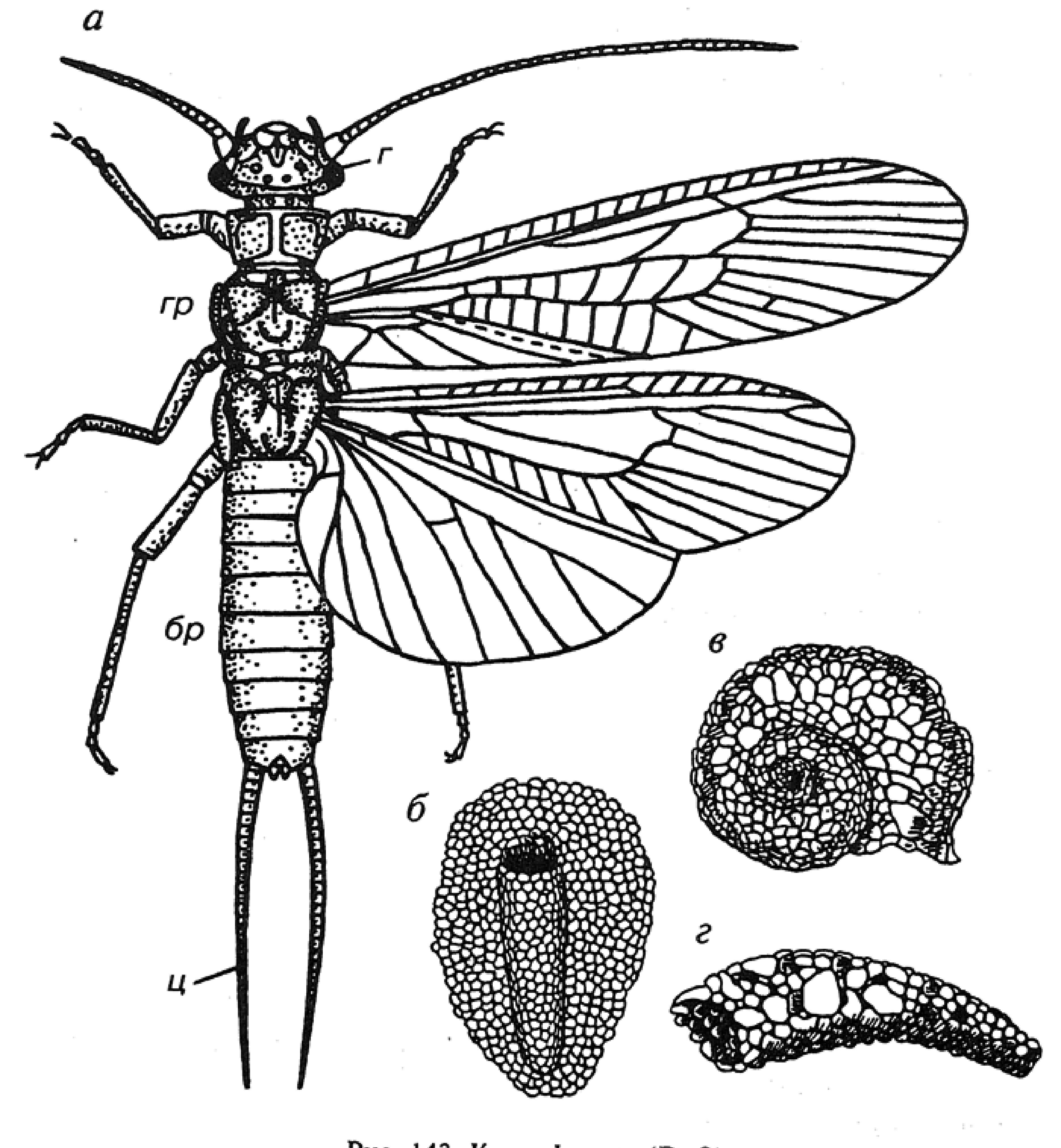


Рис. 143. Класс Insecta (D–Q)
а — схема строения крылатого насекомого; *б–г* — агглютинированные «домики» современных ручейников. бр — брюшко, г — глаз, гр — грудь, ц — церки

в челюсти — жвалы. Грудь сложена тремя сегментами, каждый из них имеет пару ног, поэтому насекомых называют также *шестиногие*. Последние два сегмента обычно несут крылья. Брюшко состоит из 5–11 сегментов, не имеющих конечностей.

Некоторые насекомые (ручейники) строят агглютинированные трубочки различной формы. Эти агглютинированные образования часто встречаются в континентальных отложениях мезозоя. В строении «домиков» прослеживается определенная закономерность в форме, размерах и расположении зерен.

Насекомые появились в девоне, в настоящее время они испытывают расцвет. Число видов насекомых превосходит 1 млн,

составляя более половины от общего числа видов царства животных. Они живут на суше, редко в пресных водоемах и еще реже в море; воздушную среду из всех беспозвоночных освоили только насекомые. Насекомые дышат с помощью трахей; лишь у некоторых водных форм появляются вторичные жабры.

ТИП МОЛЛЮСКИ. PHYLUM MOLLUSCA

(лат. molluscus — мягкий, мягкотелый)

Моллюски — второй по объему тип царства животных, насчитывающий свыше 150 тысяч современных и ископаемых видов. Наличие у большинства моллюсков известковой раковины определяет особое значение этих организмов как важнейшей группы ископаемых, хотя по суммарной численности они в несколько раз уступают членистоногим.

Широко известны современные моллюски (рис. 144). Это различные двустворки, гастроподы, нередко являющиеся предметом коллекционирования из-за красиво окрашенных и причудливо скульптированных раковин, различные головоногие моллюски, такие как осьминоги, кальмары, каракатицы, с высокоорганизованной нервной системой, получившие название «приматов» моря. Ископаемые моллюски, и в первую очередь аммониты и белемниты, чрезвычайно важны для биостратиграфических построений, а двустворки и гастроподы наряду с использованием их для расчленения разрезов и их корреляции, особенно для отложений мезокайнозоя, являются хорошими показателями среды обитания.

Раковина у моллюсков преимущественно наружная, реже внутренняя, иногда отсутствует, например у голых слизней. Чаще всего раковина единая, реже она состоит из двух створок, а у наиболее примитивных форм имеется несколько пластинок, черепицеобразно накладывающихся друг на друга.

Мягкое тело обычно состоит из туловища, заключенного в мантию, обособленной головы и ноги или щупалец, служащих в первую очередь для перемещения животного. В туловище находятся основные внутренние органы: пищеварительная, кровеносная, нервная, дыхательная, половая и выделительная системы, имеющие различное строение в пределах отдельных классов. Тело моллюсков несегментированное, но у примитивных классов некоторые черты метамерности сохраняются. У таких организмов наблюдаются несколько пар жабр и предсердий, нервных узлов, парных мускулов и т.д. Облекающая внутренние органы мантия представляет собой кожную складку, обладающую способностью

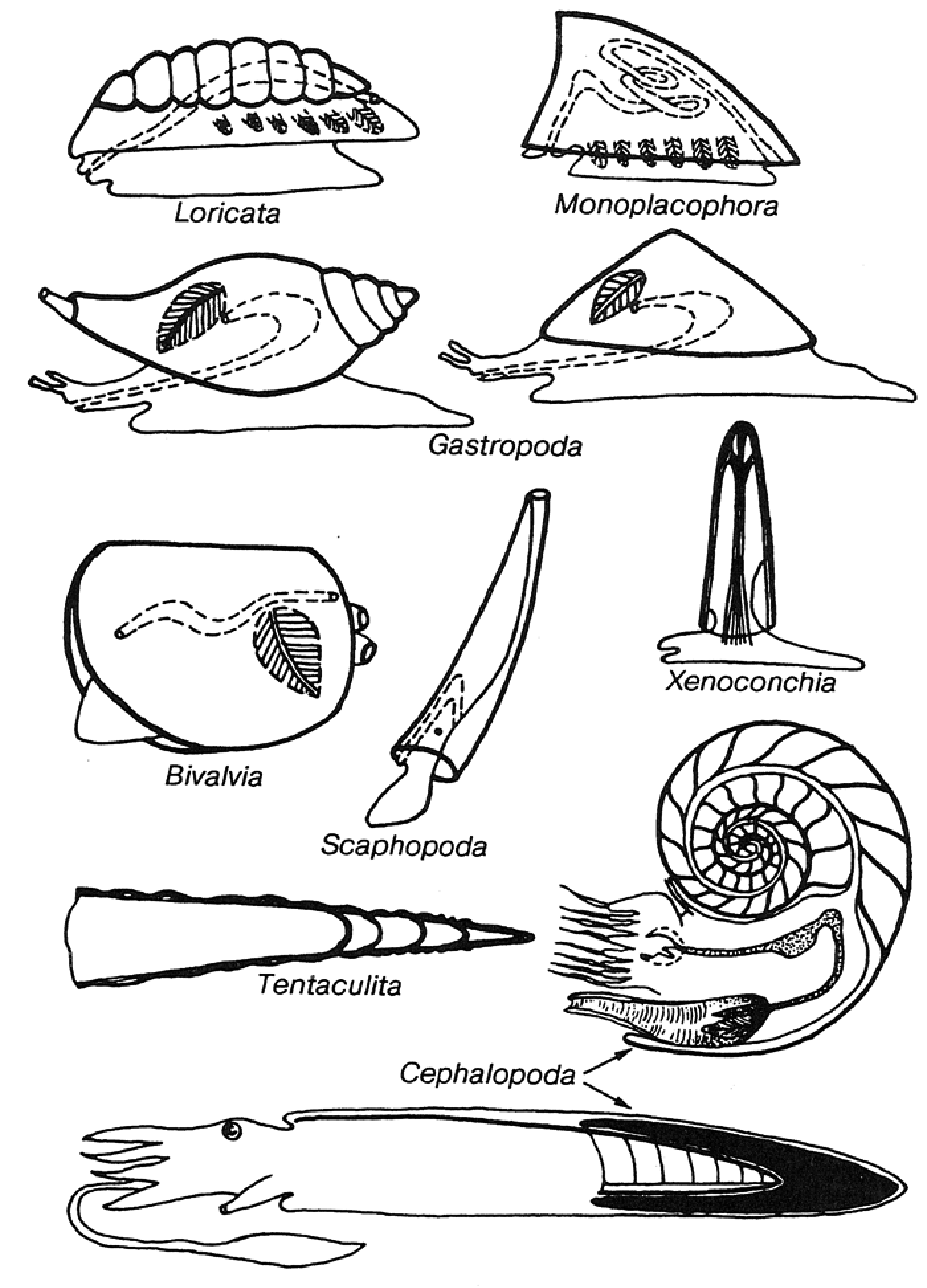


Рис. 144. Схема строения основных представителей типа моллюсков

выделять раковину. Раковина моллюсков чаще всего полностью или почти полностью закрывает тело животного.

Моллюски — постоянные компоненты морских сообществ. Двустворчатые и брюхоногие приспособились также к жизни в

солоноватых и опресненных бассейнах; среди последних имеются и наземные формы, в частности виноградная улитка. Морские моллюски освоили все широты и глубины — от 0 до 5000 м; наиболее богатые сообщества приурочены к верхней сублиторали. Моллюски занимают как дно водоемов, так и толщу пелагиали. Имеются формы, обитающие на поверхности грунта или внутри его, а также нектонные и планктонные. По способу питания выделяются формы растительноядные, хищные и падалееды; одни моллюски активно собирают пищу, а другие — фильтруют воду, улавливая из нее органические частицы, прежде всего различные микроорганизмы.

Моллюски, вероятно еще в докембрии, произошли от кольчатых червей. О их родстве свидетельствуют единый тип эмбриогенеза кольчатых червей и моллюсков и сохранение метамерности в строении некоторых внутренних органов у низших моллюсков. Моллюски в основном животные раздельнополые. Эмбриональное развитие многих групп завершается формированием личинки трохофорного типа (см. рис. 78). Для нее характерно наличие экваториального пояса ресничек, с помощью которых личинка парила в толще воды.

Ниже рассматриваются следующие классы: Loricata ($Є_3$–ныне), Monoplacophora (Є–ныне), Gastropoda (Є–ныне), Scaphopoda (O–ныне), Bivalvia (Є–ныне), Cephalopoda ($Є_3$–ныне), Xenoconchia ($C–P_1$), Tentaculita (S–P).

Класс Панцирные. Classis Loricata

(лат. loricatus — одетый в панцирь)

Небольшой по объему класс низших морских эвригалинных моллюсков, к которому относится около 1000 современных и ископаемых, видов. Современные формы обычно имеют размеры менее 5 см, а в каменноугольный период существовали гиганты, достигавшие в длину 1–2 м.

Мягкое тело сверху защищает панцирь из восьми подвижно сочлененных пластинок, что и определило название класса. Очень редко у ископаемых форм число пластинок равняется семи (рис. 145). Гладкие или орнаментированные пластинки черепицеобразно налегают друг на друга. Для более плотного сочленения каждая пластинка имеет сзади выступы — апофизы. У более высоко организованных форм присутствуют также дополнительные пластинки по бокам — инсерционные пластинки. Мягкое двусторонне-симметричное тело с обособленной полукруглой головой, широкой подошвообразной ногой и внутренностным мешком.

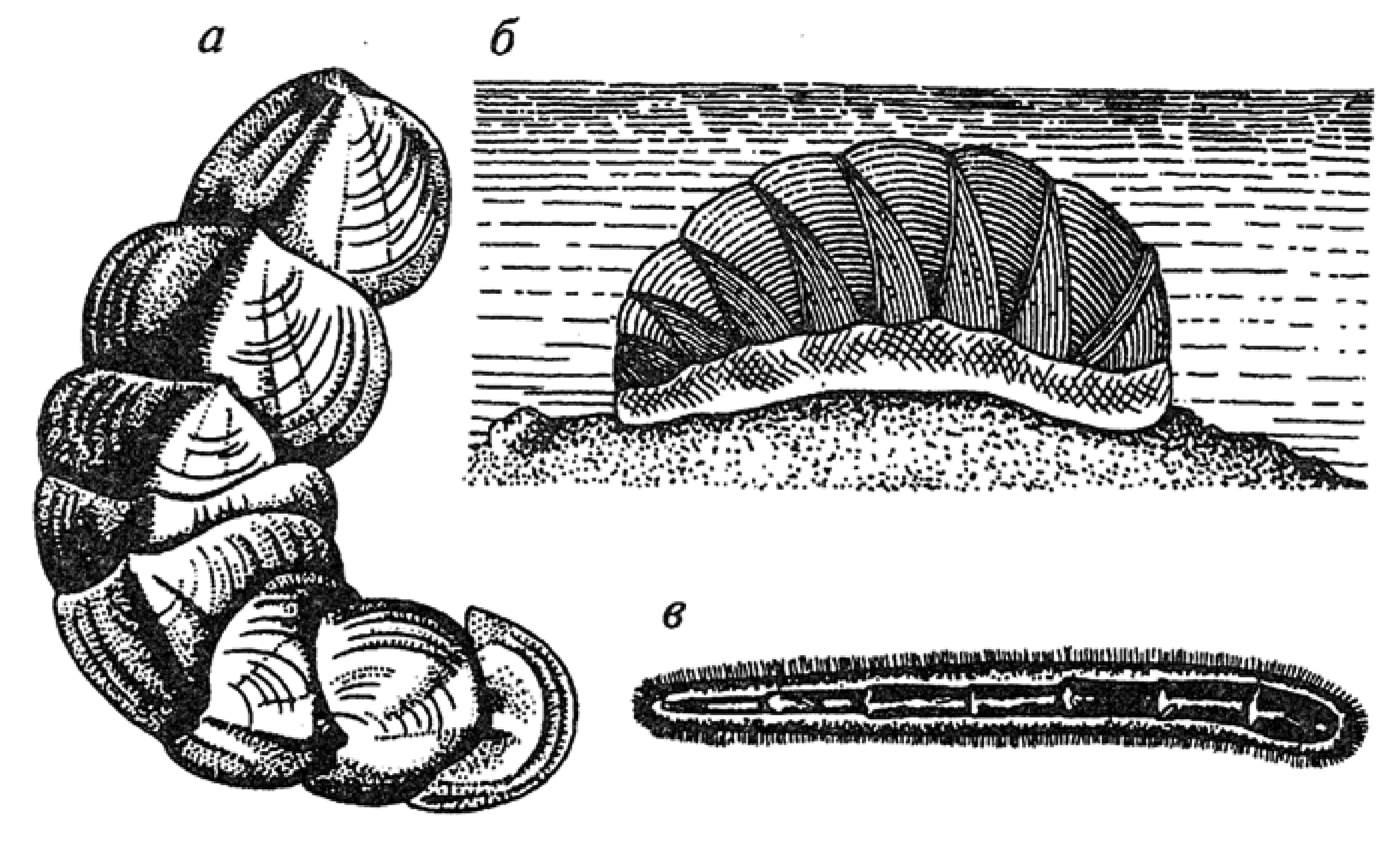


Рис. 145. Класс Loricata ($Є_3$–Q)
а — Helminthochiton (С) с восемью пластинками; *б* — современный Chiton s.lato; *в* — Septemchiton (O_3) с семью пластинками

Древнейшие находки хитонов встречены в отложениях верхнего кембрия. В настоящее время они живут преимущественно на мелководье, хотя могут встречаться до глубин 4000 м. Хитоны медленно передвигаются по дну либо присасываются подошвообразной ногой к скалам и валунам. Они питаются водорослями или фораминиферами, реже губками. При опасности панцирные моллюски могут сворачиваться и тем самым защищать брюшную сторону тела.

Класс Моноплакофоры. Classis Monoplacophora

(греч. monos — один; plakos, plax — плоскость, пластина; phoros — несущий)

Небольшой по объему класс моллюсков с метамерным расположением некоторых внутренних органов. Раковина моноплакофор имеет колпачковидную форму с различно расположенной макушкой, нередко смещенной и загнутой назад. Наружная поверхность гладкая или покрыта концентрическими складками и морщинами, реже присутствуют радиальные ребра. На внутренней поверхности наблюдаются изолированные отпечатки мускулов в количестве от двух до восьми пар. На ядрах ископаемых моноплакофор прослеживается подобное расположение нескольких пар мускулов, что позволяет отличать ископаемых моноплакофор от крышечных гастропод, у которых имеется единый мускул подковообразной формы.

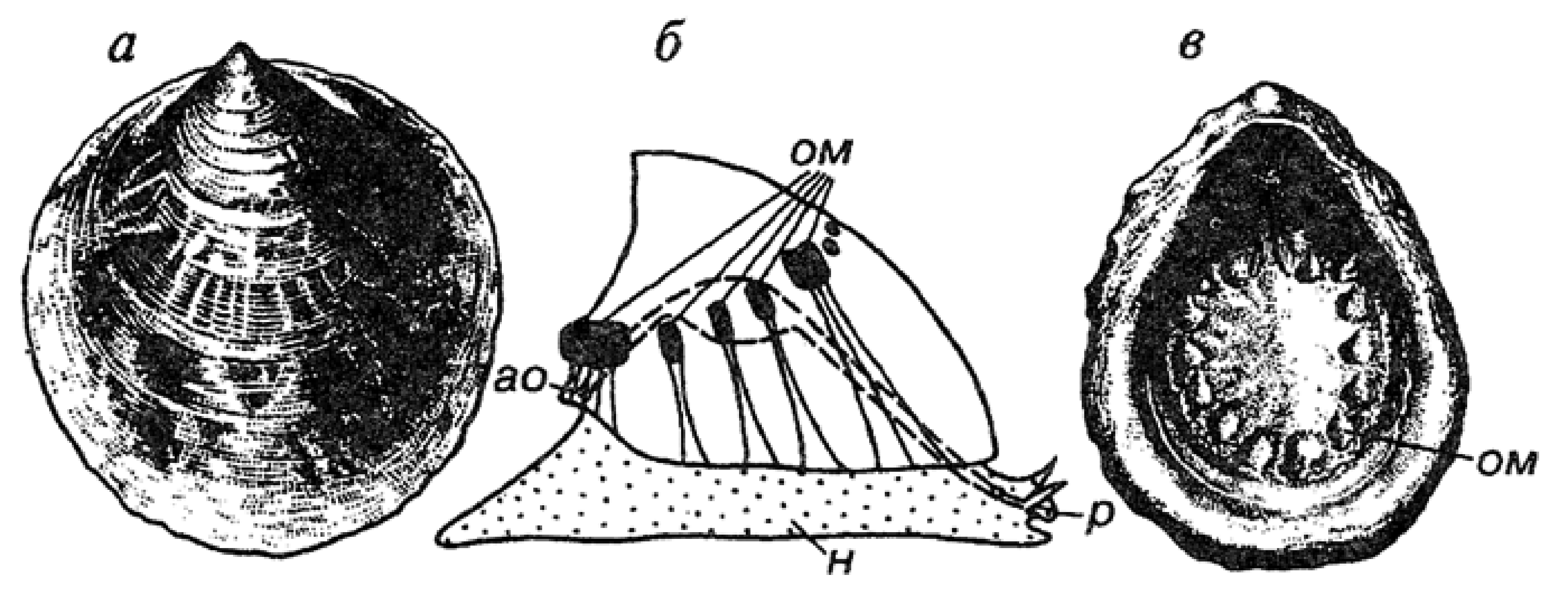


Рис. 146. Класс Monoplacophora (Є–Q)
а — Neopilina (совр.), внешний вид; б — реконструкция Romaniella (O_1); в — Tryblidium (S_1), раковина изнутри. ао — анальное отверстие, н — нога, ом — отпечатки мускулов, р — рот

До недавнего времени моноплакофоры считались вымершей группой, существование которой ограничивалось палеозоем (кембрий — девон). Об особенностях строения мягкого тела можно было судить только по множественным отпечаткам мускулов, тогда как форма раковины была близка к таковой у крышечных гастропод (рис. 146). Несомненный потомок палеозойских форм был поднят с глубины 3500 м около берегов Мексики. Эта находка позволила изучить строение мягкого тела и установить метамерность в расположении внутренних органов (жабр, мускулов и т.д.), а значит, это класс примитивных моллюсков.

Моноплакофоры существуют с кембрия до настоящего времени; на территории России они встречаются в палеозойских отложениях Урала, Восточно-Европейской и Сибирской платформ. Современные представители найдены за пределами нашей страны.

Класс Брюхоногие моллюски. Classis Gastropoda

(греч. gaster — желудок; pous, podos — нога)

Брюхоногие — наиболее многочисленный класс типа моллюсков, к которому относится около 100 тысяч современных и ископаемых видов. Они, единственные среди моллюсков, живут не только в водной, но и в наземной среде. Мягкое тело от короткого мешковидного у крышечных форм до длинного червеобразного, занимающего всю полость раковины у спиральнозавитых. Оно подразделяется на туловище и хорошо обособленную голову. Туловище включает внутренние органы, облеченные мантией, и ногу (рис. 147). У многих гастропод в отличие от других классов отсутствует двусторонняя симметрия. Асимметричное расположение

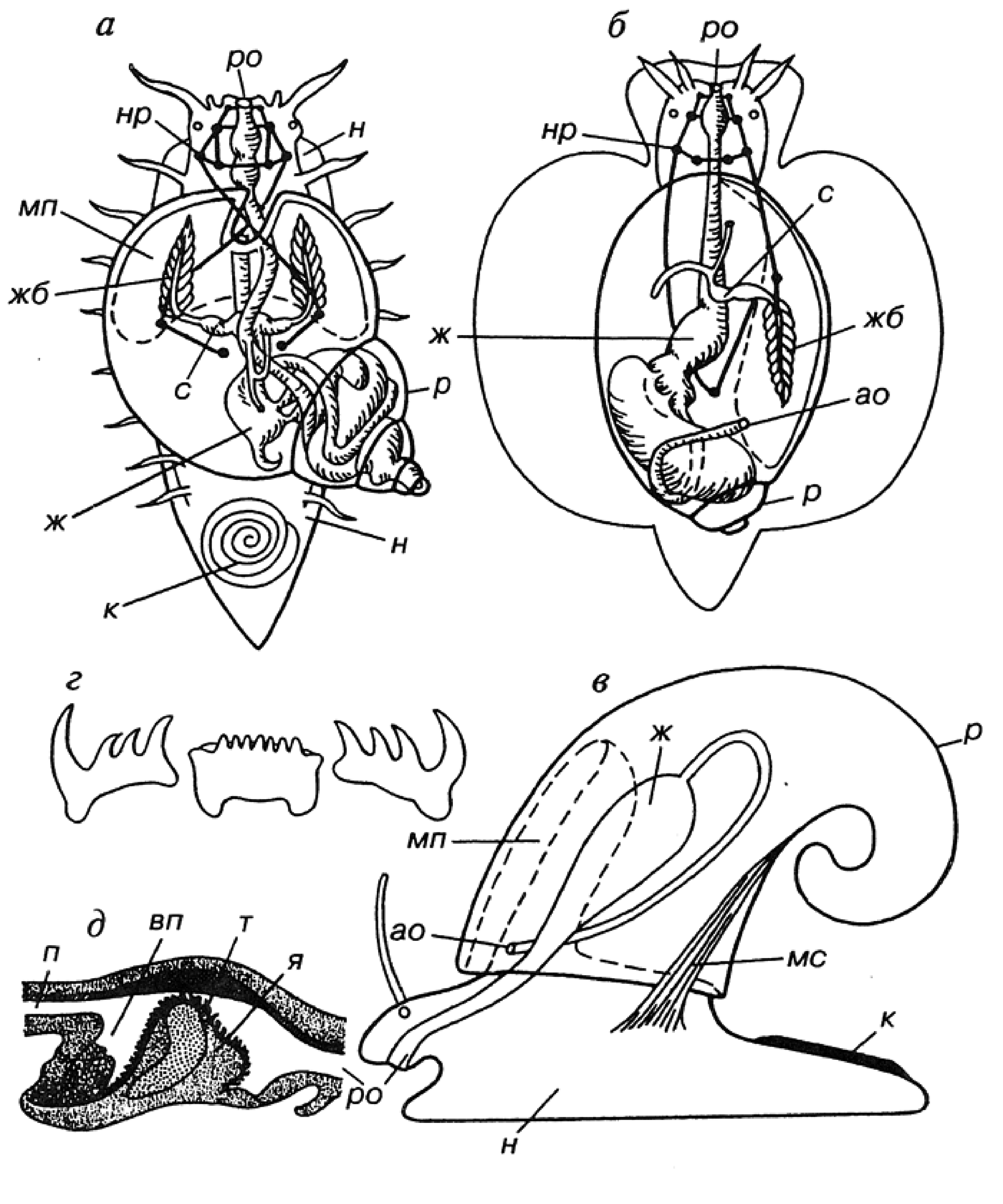


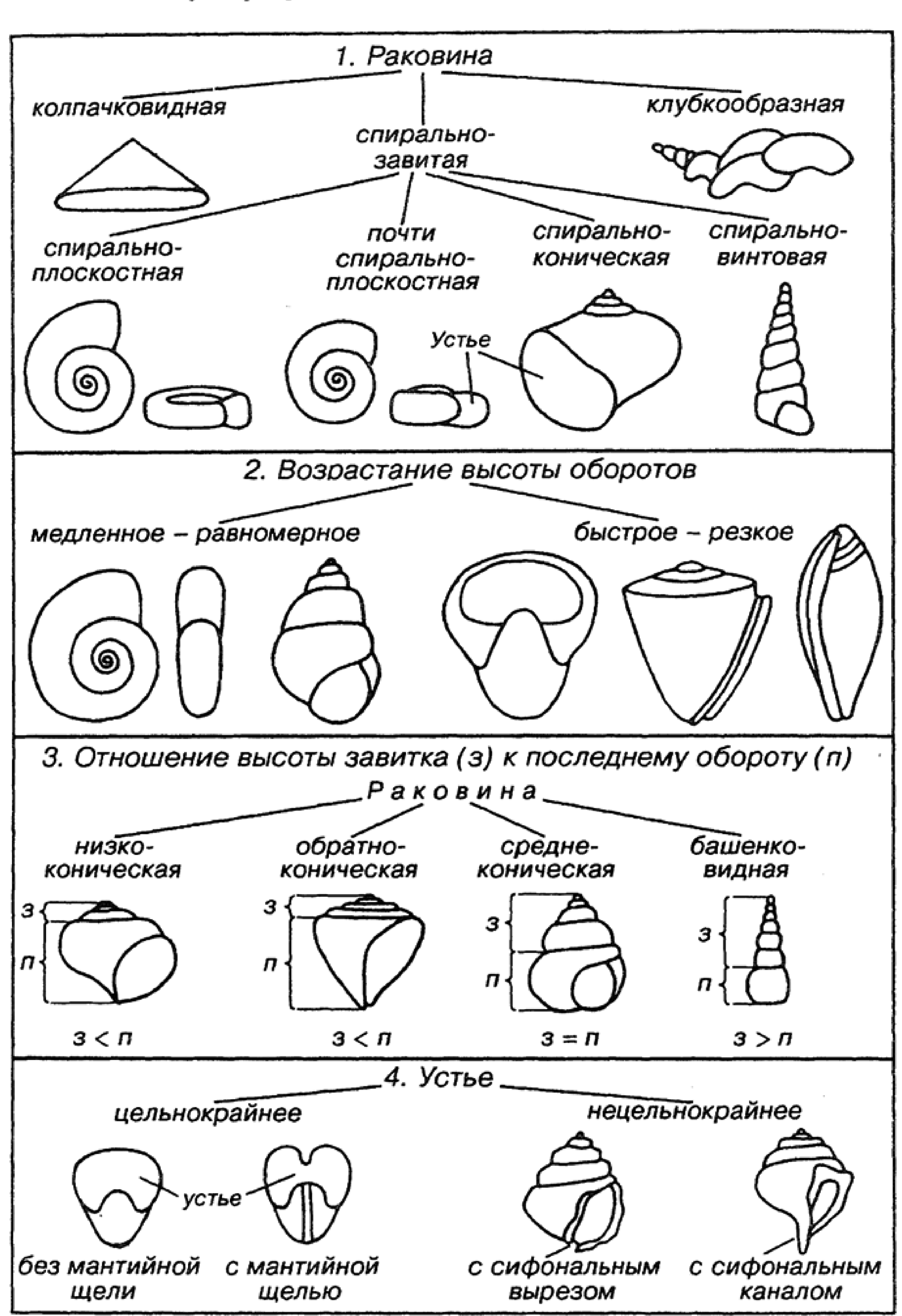
Рис. 147. Схема строения гастропод

а — переднежаберных, *б* — заднежаберных (отряд Pteropoda); *в* — схематический продольный разрез; *г* — радула Buccinum; *д* — строение радулы. ао — анальное отверстие, вп — клетки, формирующие зубцы радулы, ж — желудок, жб — жабры, к — крышечка, мп — мантийная полость, мс — мускулы, н — нога, нр — нервные узлы, п — пищевод, р — раковина, ро — ротовое отверстие, с — сердце, т — радула, или терка, я — язык

внутренних органов нередко сопровождается редукцией парных органов мантийного комплекса (жабр, предсердий).

Обитание как в водной, так и в наземной среде отразилось на строении органов дыхания; наряду с жабрами наблюдаются и

легкие. Нога чаще всего широкая подошвообразная, она служит для передвижения по субстрату, а ее видоизменение и преобразование в два плавника обусловило переход некоторых гастропод к планктонному образу жизни.



Нервная система гастропод состоит из узлов — ганглиев и перемычек — стволов между ними. Активный образ жизни обусловил хорошее развитие нервной системы и органов чувств. На переднем конце тела в так называемом головном отделе имеются глаза и 1–2 пары щупалец. Измельчение и перетирание пищи происходит с помощью радулы, расположенной в глотке и ротовой полости. Она представляет собой подобие выпуклой терки, состоящей из нескольких рядов зубчиков (см. рис. 147). Гастроподы раздельнополые и гермафродиты, иногда живородящие.

Большинство брюхоногих моллюсков имеет раковину, меньшинство, в частности голожаберные моллюски, — не имеет. Сообщение животного с внешней средой у раковинных форм осуществляется через устье. Раковина может быть колпачковидной, спиральнозавитой или неправильно-клубкообразной (рис. 148). Наиболее велико разнообразие спиральнозавитых раковин, у которых имеются все переходные формы от спирально-плоскостного через спирально-конический к спирально-винтовому (башенковидному) типу. Сочетание основных признаков раковины: скорость возрастания оборотов, соотношение высоты раковины, высоты завитка (сумма всех оборотов раковины без последнего) и высоты последнего оборота, различное строение устья, особенности внутреннего строения и чрезвычайно изменчивая скульптура — создает множество вариаций раковины гастропод.

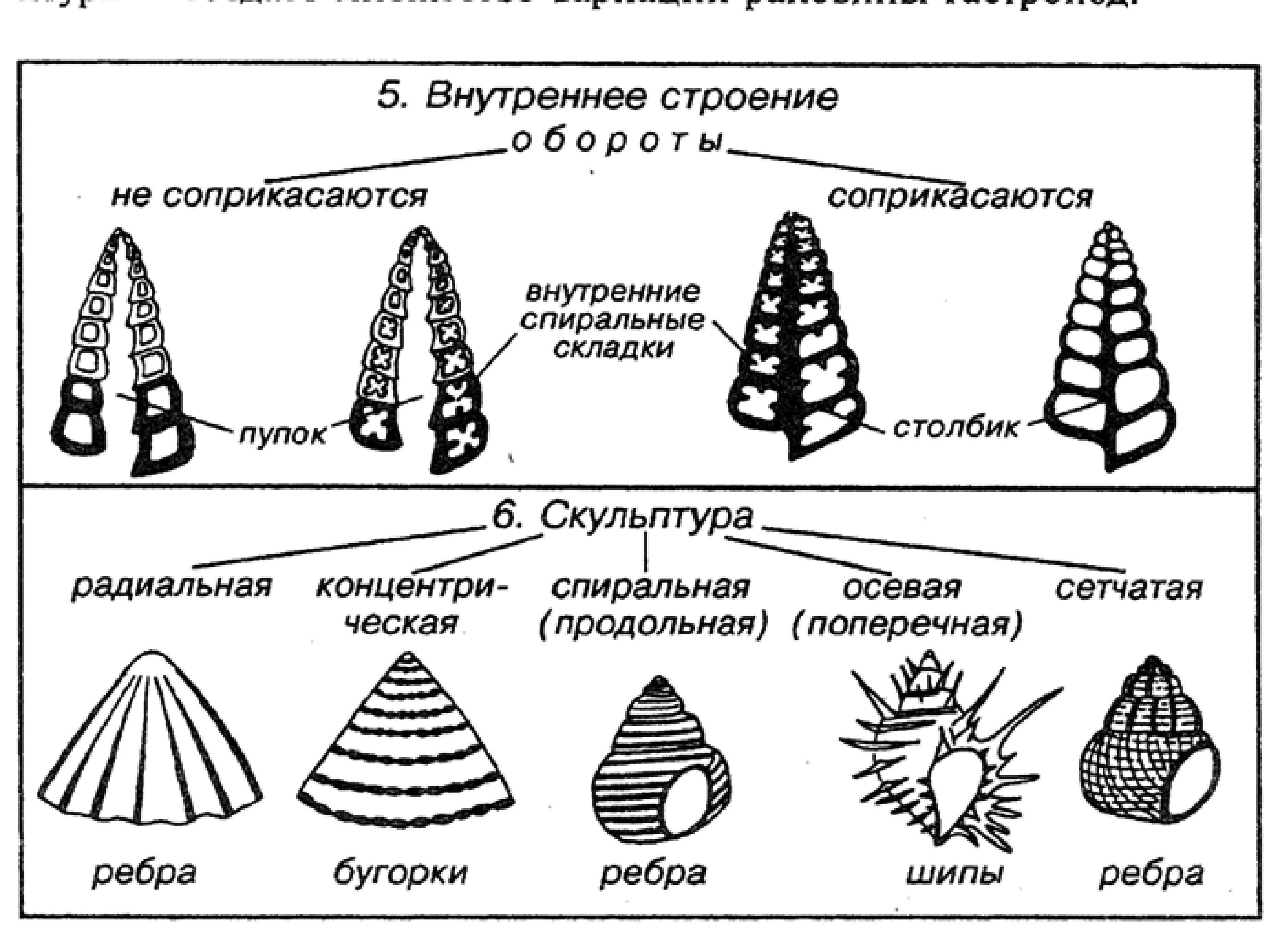


Рис. 148. Основные морфологические признаки гастропод

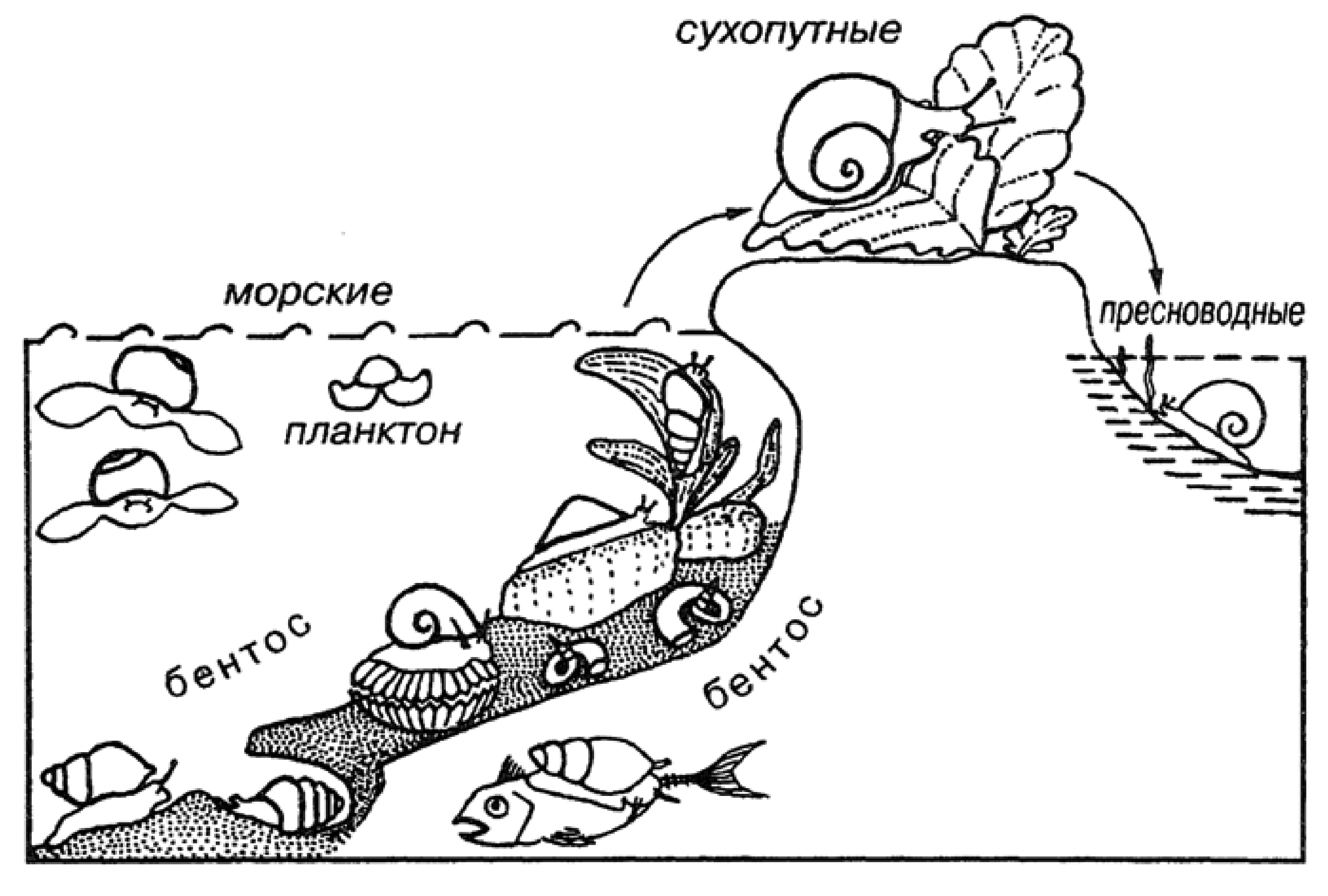


Рис. 149. Среда обитания и образ жизни брюхоногих моллюсков

У небольшой группы появляются внутренние спиральные складки, в результате резко сокращается внутренняя полость и вместе с тем возрастает прочность раковины. Минимальные размеры раковин составляют 0,1–0,2 мм, а максимальные — 20–30 см, средние размеры изменяются в пределах 2–5 см. Среди спирально-конических и спирально-винтовых раковин преобладают правозавитые, т.е. такие, у которых устье находится справа от оси (ось вертикальна, макушка вверху). Значительно реже встречаются раковины левозавитые, у них устье слева от оси и обороты располагаются против часовой стрелки. Многие гастроподы на задней части ноги имеют известковую или роговую крышечку, которая при втягивании головы и ноги в раковину закрывает устье.

Разделение класса брюхоногих на подклассы до недавнего времени базировалось на способе дыхания (жабры или легкие) и положении жабр по отношению к сердцу. По этим двум признакам выделялись три подкласса: Prosobranchia — переднежаберные (Є–ныне), Opisthobranchia — заднежаберные (С–ныне) и Pulmonata — легочные (С–ныне).

Гастроподы возникли от моноплакофорных предков. Их находки известны начиная с кембрия, сейчас этот класс находится в расцвете. В настоящее время гастроподы освоили все типы водоемов — от пресных до нормально-соленых; в морских бассейнах они спускаются на глубины до 5000 м, обитая преимущественно

на дне, а некоторые приспособились к планктонному образу жизни. Многие являются хищниками, имеются также формы растительноядные, использующие в пищу различный растительный детрит (рис. 149).

Подкласс Переднежаберные. Subclassis Prosobranchia

(греч. pros — передний; branchia — жабры)

К переднежаберным относятся гастроподы, у которых жабры располагались впереди сердца. Формы водные, в основном морские, реже пресноводные, в исключительных случаях приспособились к жизни на суше. Все прозобранхии имеют раковину различной формы. До недавнего времени они подразделялись на три отряда, которые охарактеризованы ниже, хотя сейчас предложено иное, более дробное деление.

Отряд Archaeogastropoda (Є–Q). Раковина колпачковидная, спирально-плоскостная и спирально-коническая с округлым цельным (голостомным) устьем, может присутствовать мантийная щель и как результат ее зарастания — мантийная полоска (рис. 150). Формы растительноядные.

Отряд Mesogastropoda (O–Q). Раковина спирально-плоскостная, чаще спирально-коническая или спирально-винтовая, реже червеобразная или колпачковидная (рис. 151). Формы растительноядные и хищные.

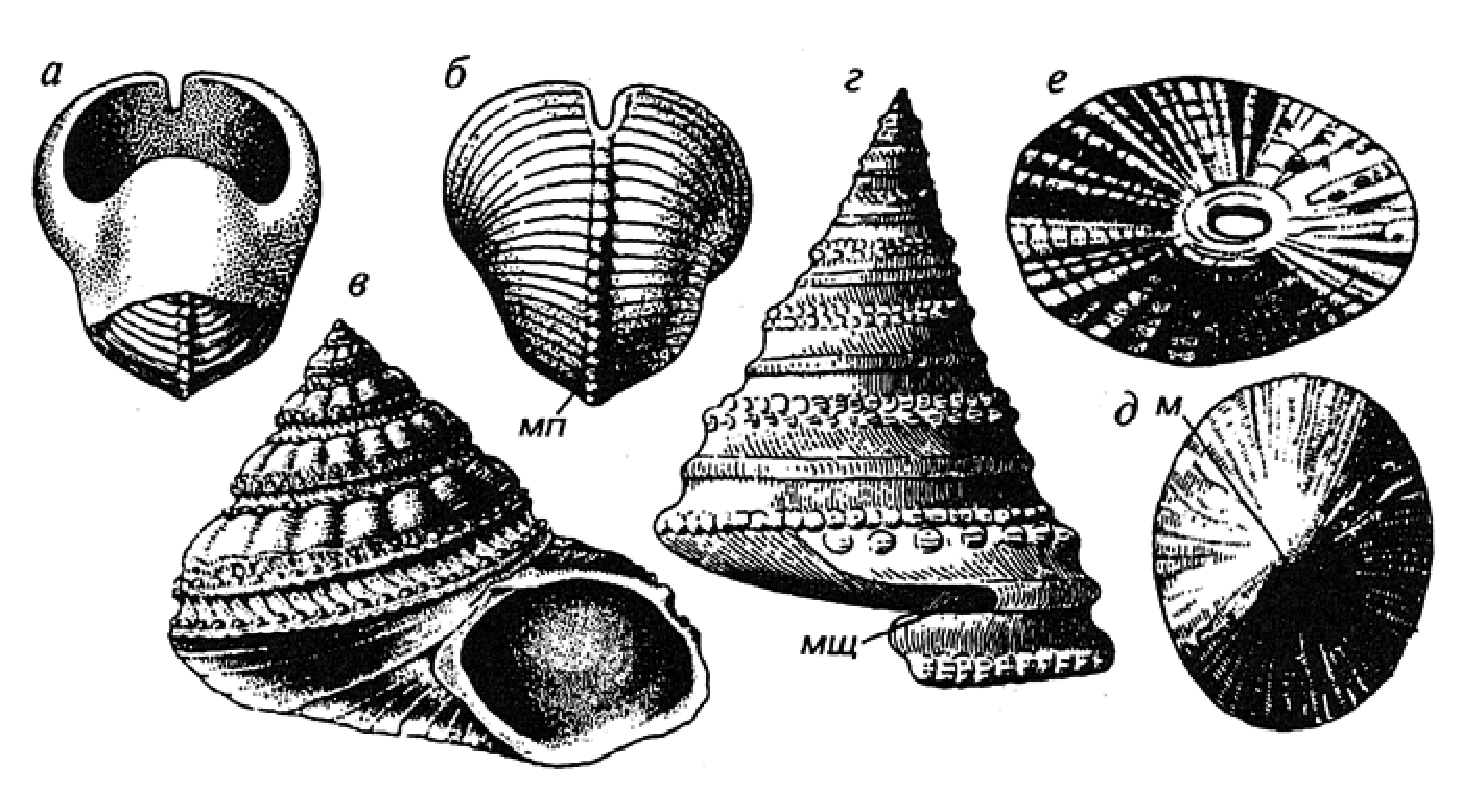


Рис. 150. Отряд Archaeogastropoda (Є–Q)

а, б — Bellerophon (S–T_1); *в* — Gibbula (K_2–Q); *г* — Pleurotomaria (J–K_1); *д* — Patella (K?, $₽_2$–Q); *е* — Fissurella ($₽_3$–Q). м — макушка, мп — мантийная полоска, мщ — мантийная щель

Рис. 151. Отряд Mesogastropoda (O–Q)
а — Nerinea(J–K); *б* — Cerithium (K_2–Q); *в* — Turritella(K–Q); *г* — Viviparus (K–Q); *д*, *е* — Vermetus (N_1?, N_2–Q): *д* — внешний вид, *е* — схема расположения кристаллов в стенке раковины; *ж* — Natica (₽–Q). вг — внутренняя губа, м — мозолевидное утолщение, нг — наружная губа, об — обороты, п — пупок, пк — париетальный канал, с — столбик, ск — сифональный канал, у — устье

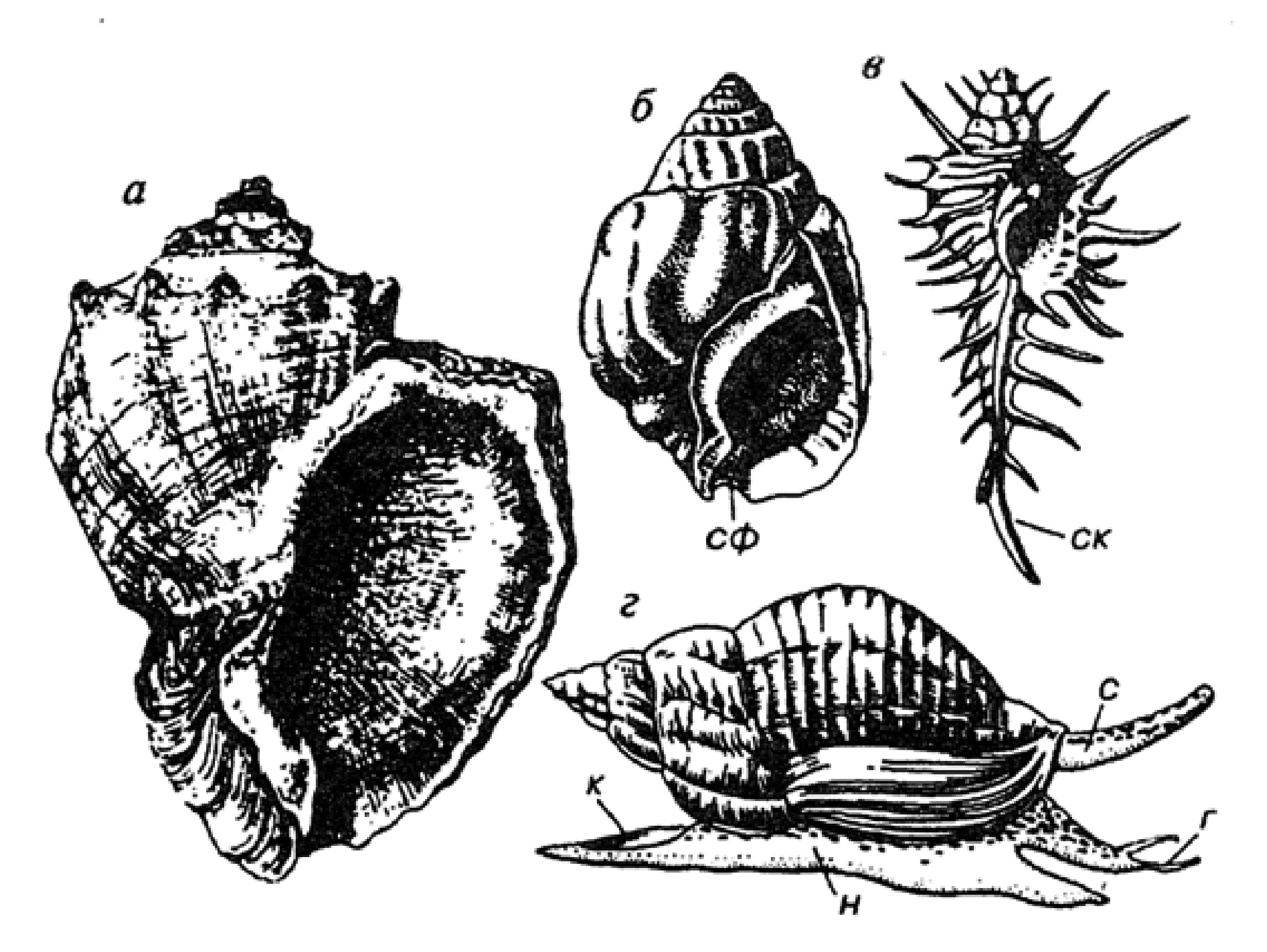


Рис. 152. Отряд Neogastropoda (K–Q)
а — Rapana (₽$_3$–Q); *б* — Nassarius (₽$_3$–Q); *в* — Murex (₽–Q); *г* — Buccinum (₽$_3$–Q). г — голова, к — крышечка, н — нога, с — сифон, ск — сифональный канал, сф — сифональный вырез

К этому отряду относятся так называемые неренеиды, раковина которых укрепляется изнутри за счет возникновения спиральных складок, резко сужающих внутреннюю полость. Неренеиды жили в юре и мелу, они входили в состав рифовых сообществ и обитали только в тепловодных бассейнах прошлого.

Интересны червеобразные гастроподы, перешедшие к неподвижному образу жизни и нередко поселяющиеся группами. Их раковинки внешне напоминают известковые трубки морских многощетинковых кольчатых червей — серпул. Различие сводится к микроструктуре стенки (см. рис. 131, *д* и 151, *е*).

Отряд Neogastropoda (K–Q). Раковина спирально-коническая и спирально-винтовая с хорошо развитым сифональным каналом и обычно разнообразной скульптурой (рис. 152). Формы хищные.

Переднежаберные гастроподы известны с кембрия и поныне. Они, видимо, произошли от моноплакофор либо у этих двух классов была единая предковая группа.

Подкласс Заднежаберные. Subclassis Opisthobranchia

(греч. opisthen — задний, сзади; branchia — жабры)

К заднежаберным относятся гастроподы, у которых жабры располагались сзади сердца. Формы преимущественно морские, бентосные и планктонные. Раковина спирально-коническая с цельным устьем, право- или левозавитая, иногда блюдцевидная, в исключительных случаях двустворчатая со спиральной начальной частью (рис. 153). Раковины заднежаберных гастропод имеют

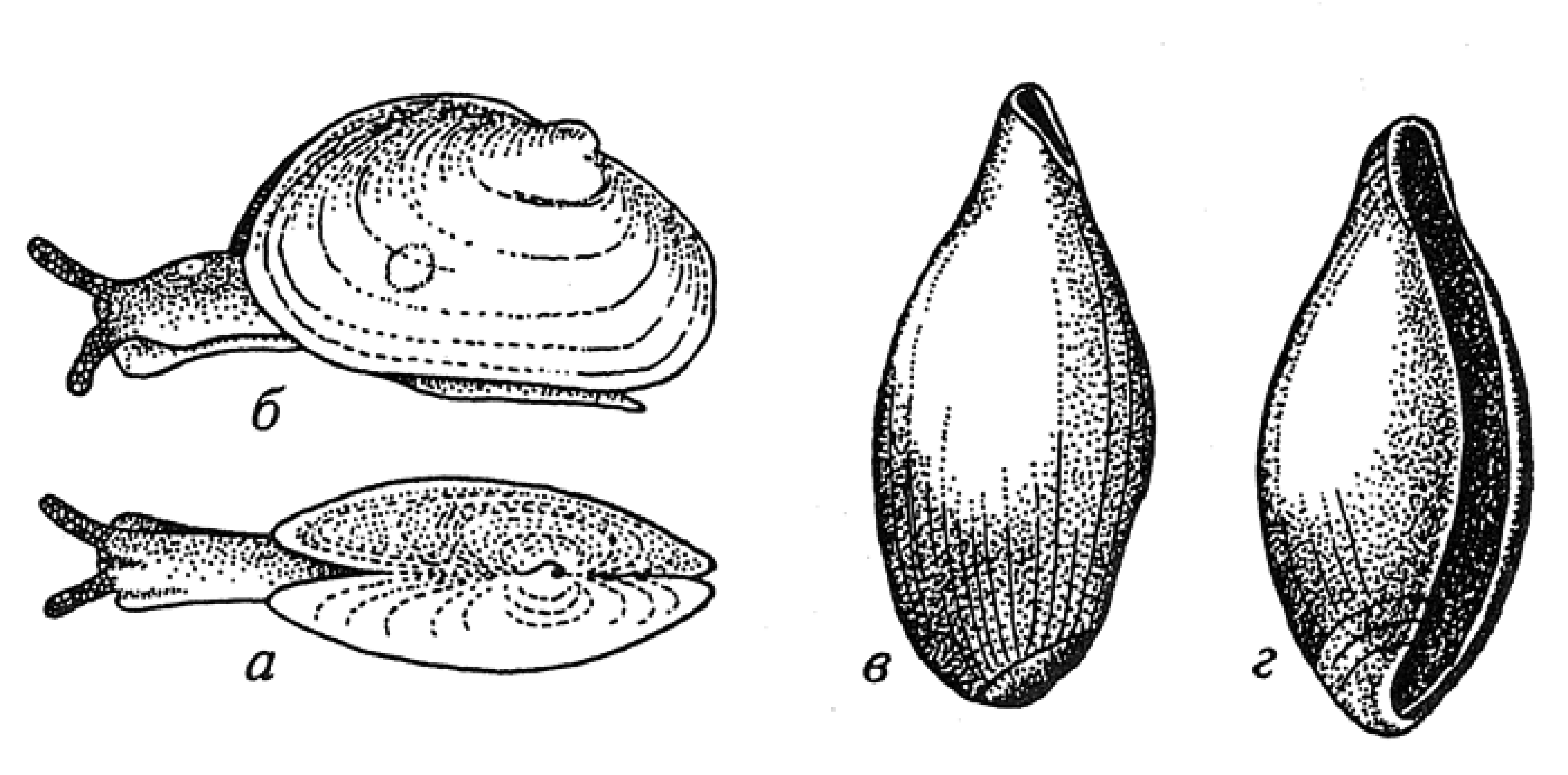


Рис. 153. Подкласс Opisthobranchia (C–Q)
а, б — Berthelinia (₽$_2$–Q), сильно увел.; *в, г* — Actaeonella (T_3?, K–₽$_1$)

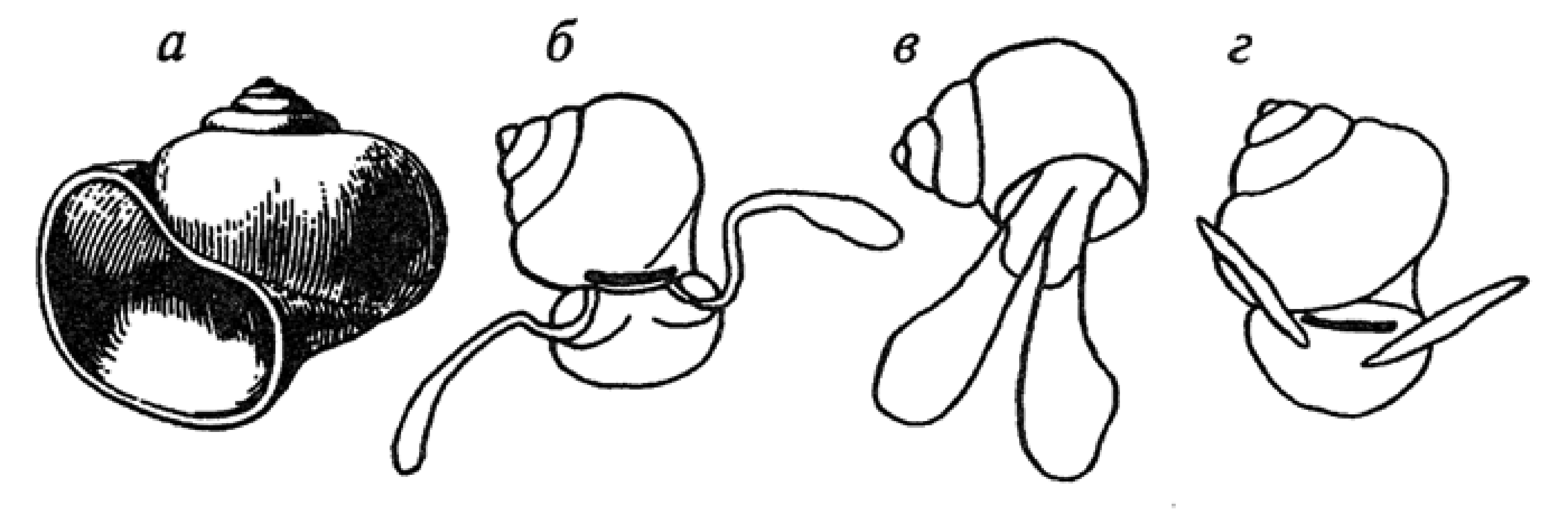


Рис. 154. Отряд Pteropoda (₽–Q)
а — Spiratella (₽$_2$–Q); *б–г* — различные положения «крыльев» при движении. Сильно увел.

меньшее разнообразие, чем раковины переднежаберных; нередко они редуцированы, иногда занимают внутреннее положение.

У планктонных форм нога может быть преобразована в два «крыла», с помощью которых осуществляется парение в толще воды. Эти формы объединяются в *отряд Pteropoda*, или крылоногие. Раковинка у них нередко маленькая (1–2 мм), обычно левозавитая, иногда отсутствует (рис. 154). После смерти животного раковинки оседают на дно и при массовом скоплении могут

Рис. 155. Подкласс Pulmonata (C–Q)
а, *б* — Helix (N–Q); *в* — Ancylus (₽$_3$–Q); *г* — Lymnaea (₽–Q); *д* — Planorbarius (₽$_2$–Q)

давать птероподовые илы, переходящие в ископаемом состоянии в птероподовые известняки.

Заднежаберные гастроподы известны с карбона, а отряд крылоногих появился только в палеогене.

Подкласс Легочные. Subclassis Pulmonata

(лат. pulmo, pulmonis — легкое)

Легочные гастроподы освоили наземную среду, в связи с этим функцию дыхания у них осуществляют не жабры, а легкие. Среди этого класса имеются как безраковинные (голые слизни), так и раковинные формы. Обычно раковинка тонкая, гладкая, почти спирально-плоскостная, спирально-коническая, спирально-винтовая или колпачковидная (рис. 155).

Некоторые легочные освоили пресные воды и лишь немногие вернулись в морскую среду. Для этого подкласса характерно живорождение. Формы растительноядные, изредка хищные, в исключительных случаях ведут паразитический образ жизни.

Легочные известны с карбона и поныне. Они, подобно заднежаберным, являются потомками переднежаберных гастропод.

Класс Ксеноконхии. Classis Xenoconchia

(греч. xenos — чужеродный; conche — раковина)

Своеобразные вымершие моллюски, имевшие высококоническую раковину с отверстием на расширенном конце (рис. 156). Ксеноконхии имеют размеры 5–6 см, редко 10 см. Раковина известковая с трехслойной стенкой, подобно стенке головоногих моллюсков. Поперечное сечение округлое. В примакушечной части имеется валик, которому на ядре соответствует пережим. Валик, видимо, служил для прикрепления мускулатуры, удерживавшей тело животного в раковине. Наружная поверхность раковины несет

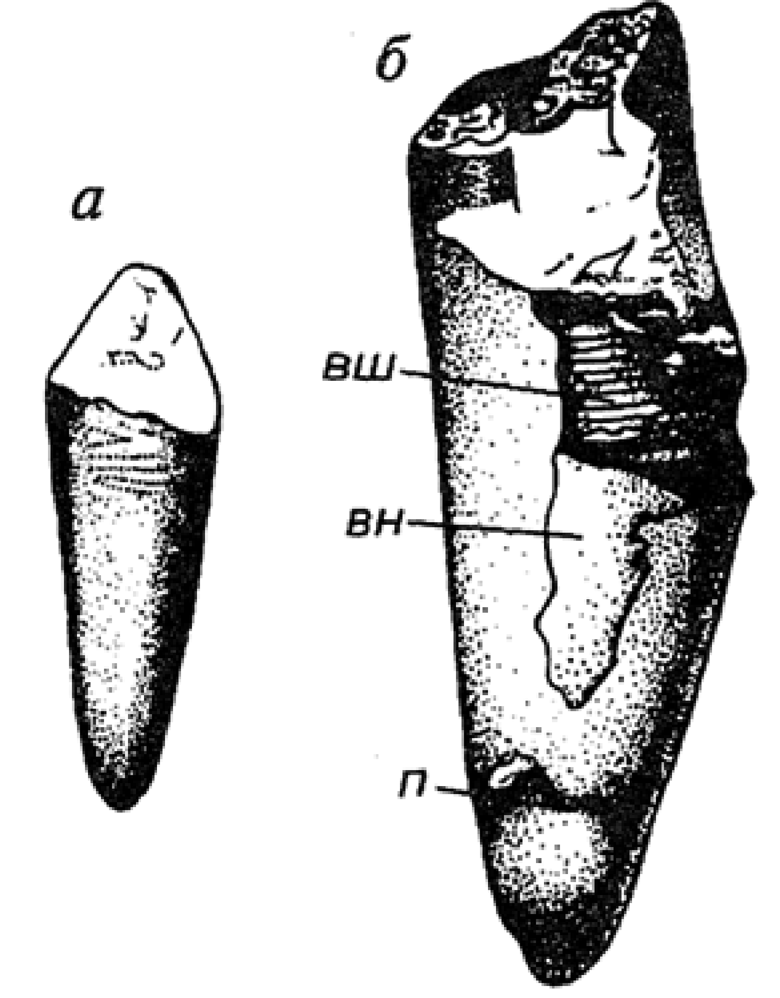


Рис. 156. Класс Xenoconchia (C–P_1)
а — Toxeumophora (C–P_1), внешний вид раковины; *б* — Pseudotoxeuma (P_1), внешний вид ядра с частично сохранившимися внутренним (вн) и внешним (вш) слоями раковины; в примакушечной части ядра — пережим (п)

поперечные струйки. На вершине может наблюдаться рубчик. Внутренние перегородки отсутствуют.

Систематическое положение ксеноконхий спорно. Несомненно, что они представляли обособленную группу, видимо, близкую брюхоногим, моноплакофорам и лопатоногим. Карбон — ранняя пермь.

Класс Лопатоногие. Classis Scaphopoda

(греч. scaphis — лопата; pous, podos — нога)

Небольшая группа морских моллюсков, мягкое тело которых заключено в двусторонне-симметричную несколько согнутую раковину. У некоторых форм в передней трети раковины имеется бочонкообразное расширение. Раковина зияющая, передний конец расширен, задний сужен. Поверхность гладкая или продольно-ребристая.

На переднем конце животного располагается удлиненная языковидная нога, которая служит для зарывания в мягкие грунты (рис. 157). На головном отделе находятся многочисленные приротовые щупальца, собирающие пищу. Скафоподы вели зарывающийся образ жизни, наружу выступал задний конец раковины, через который вода поступала в мантийную полость. У скафопод, в противоположность другим классам, отсутствовали жабры и

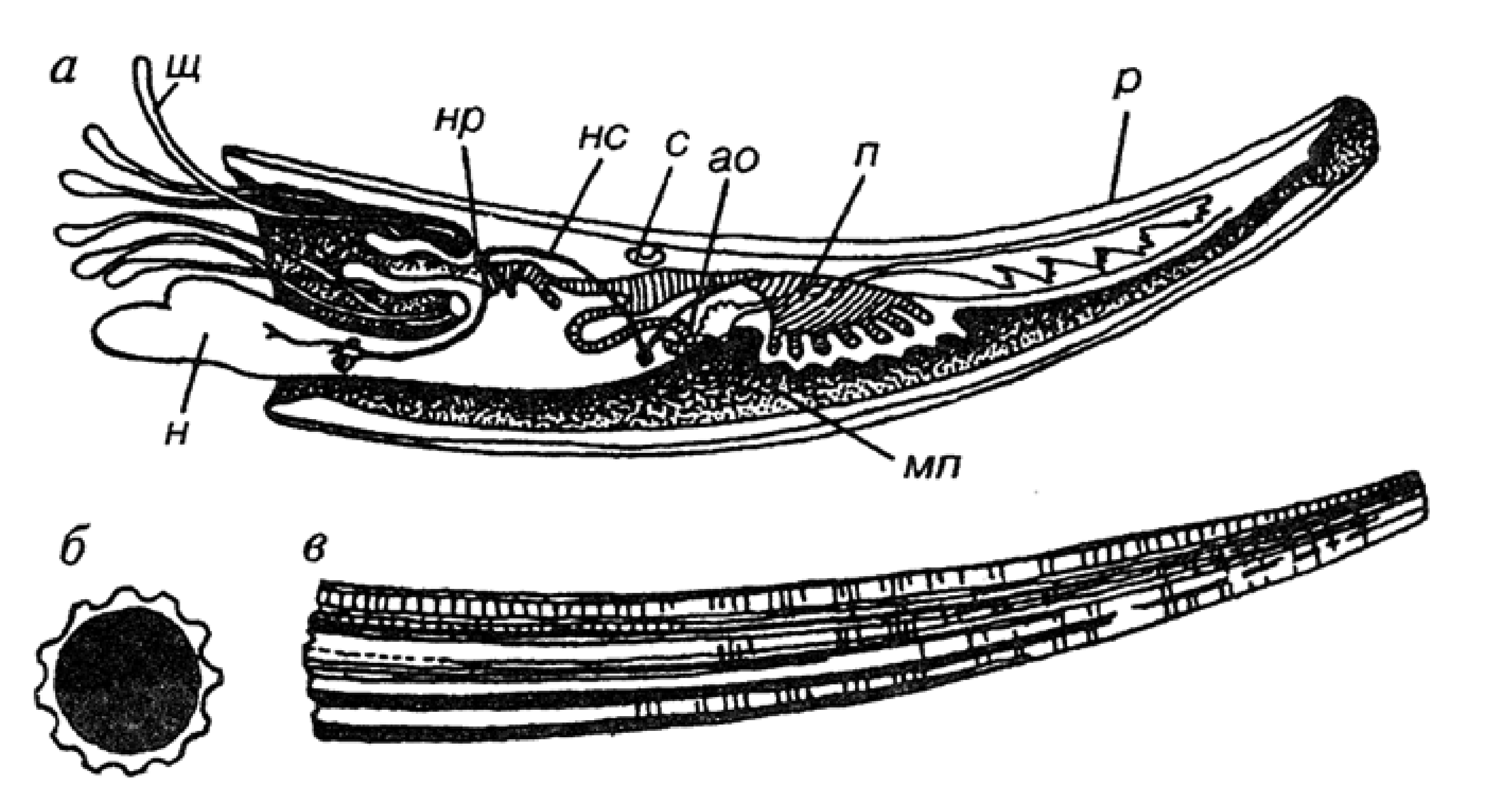


Рис. 157. Класс Scaphopoda (O–Q)
а–в — Dentalium (T_2–Q): *а* — схема внутреннего строения, *б* — поперечное сечение раковины, *в* — внешний вид. ао — анальное отверстие, мп — мантийная полость, н — нога, нр — нервные узлы, нс — нервные стволы, п — печень, р — раковина, с — сердце, щ — щупальца

газообмен осуществлялся в тонких складках мантии, облекавшей тело животного.

Скафоподы появились в ордовике, в настоящее время они обитают в морях, населяя преимущественно сублитораль.

Класс Двустворчатые моллюски. Classis Bivalvia

(лат. bi — два, дважды; valva — створка)

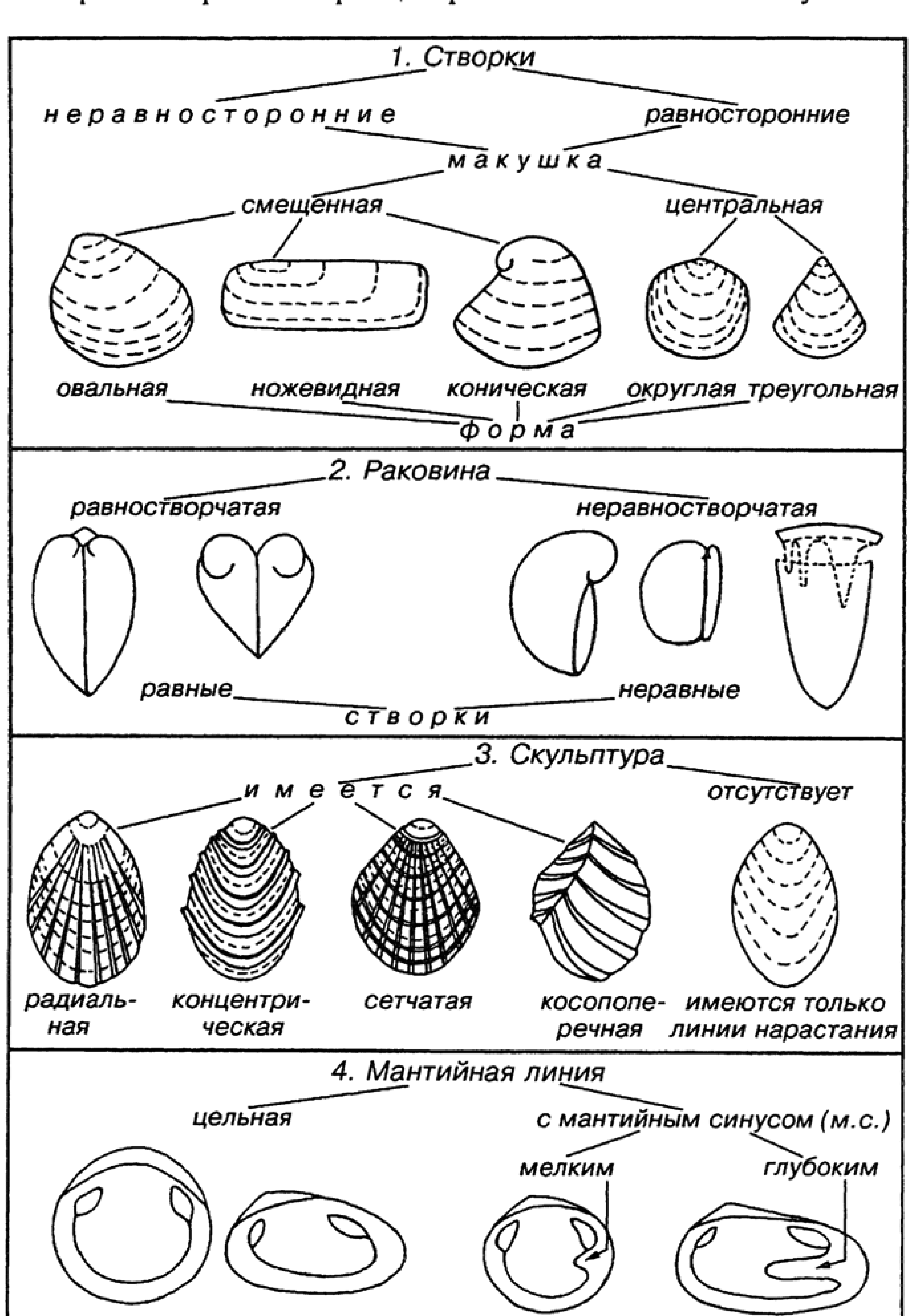
Эти моллюски являются обычными обитателями всех типов водоемов. Они издавна изучались зоологами и палеонтологами, которые по-разному оценивали таксономическое значение признаков. В результате для этого класса были предложены четыре названия: Bivalvia Linnaeus, 1758; Acephala Link, 1807 (греч. a — отрицание; kephale — голова); Lamellibranchiata Blainville, 1814 (лат. lamella — тонкая пластинка; греч. branchia — жабры); Pelecypoda Goldfuss, 1880 (греч. pelekys — топорик; pus, podos — нога). Все представители данного класса имеют раковину, состоящую из двух равных или неравных створок. Дыхание осуществляется двумя парами жабр, обычно свисающих в виде пластин (пластинчатожаберные). В передней части животного располагается нога клиновидной или топоровидной формы (топороногие). Нервная система представлена тремя парами нервных узлов — ганглиев, один из которых располагается в ноге, и нервных стволов, протягивающихся между ними; головной отдел не обособлен (безголовые).

Двустворки являются фильтраторами: к ротовому отверстию, расположенному на переднем конце мягкого тела, вместе с током воды поступает пища. Двустворки могут питаться лишь органическим детритом и различными микроорганизмами, так как рот не снабжен радулой. За желудком следует длинный кишечник, образующий заходящую в ногу петлю и заканчивающийся на заднем конце анальным отверстием. Все внутренние органы заключены внутри двух лопастей мантии. Лопасти мантии могут полностью или частично срастаться на заднем конце, образуя вытянутые трубчатые сифоны: нижний — вводной и верхний — выводной. Через вводной, жаберный, или дыхательный, сифон вода поступает к жабрам и далее к ротовому отверстию. Недалеко от выводного, или анального, сифона находится анальное отверстие.

Мантия выделяет раковину, состоящую из трех слоев: наружного органического (конхиолинового) и двух внутренних известковых: призматического и пластинчатого; в действительности взаимоотношение известковых слоев, как правило, более сложное.

Форма створок может изменяться от округлой, овальной до прямоугольной, конической и т.д. (рис. 158). Начальная часть

створки — макушка — четко фиксируется по линиям нарастания. Она может быть центральной или в различной степени смещенной к переднему, реже к заднему концу створки. Створка является равносторонней при центральном положении макушки и



неравносторонней при смещенном положении. Макушки могут быть различно обособлены, иногда они клювовидно изогнуты либо слабо наклонены назад или вперед, у некоторых форм макушки спирально свернуты или даже клювовидно изогнуты. У большинства двустворчатых моллюсков раковина равностворчатая, т.е. правая и левая створки равны между собой, у меньшинства раковина неравностворчатая, т.е. одна из створок больше или меньше другой. Раковина может быть гладкой, и в этом случае на ней имеются только линии нарастания. Обычно наружная поверхность несет разнообразную скульптуру. К элементам скульптуры относятся различно ориентированные ребра, складки, бугорки; иногда присутствует киль или перегиб. У зарывающихся форм скульптура преимущественно отсутствует.

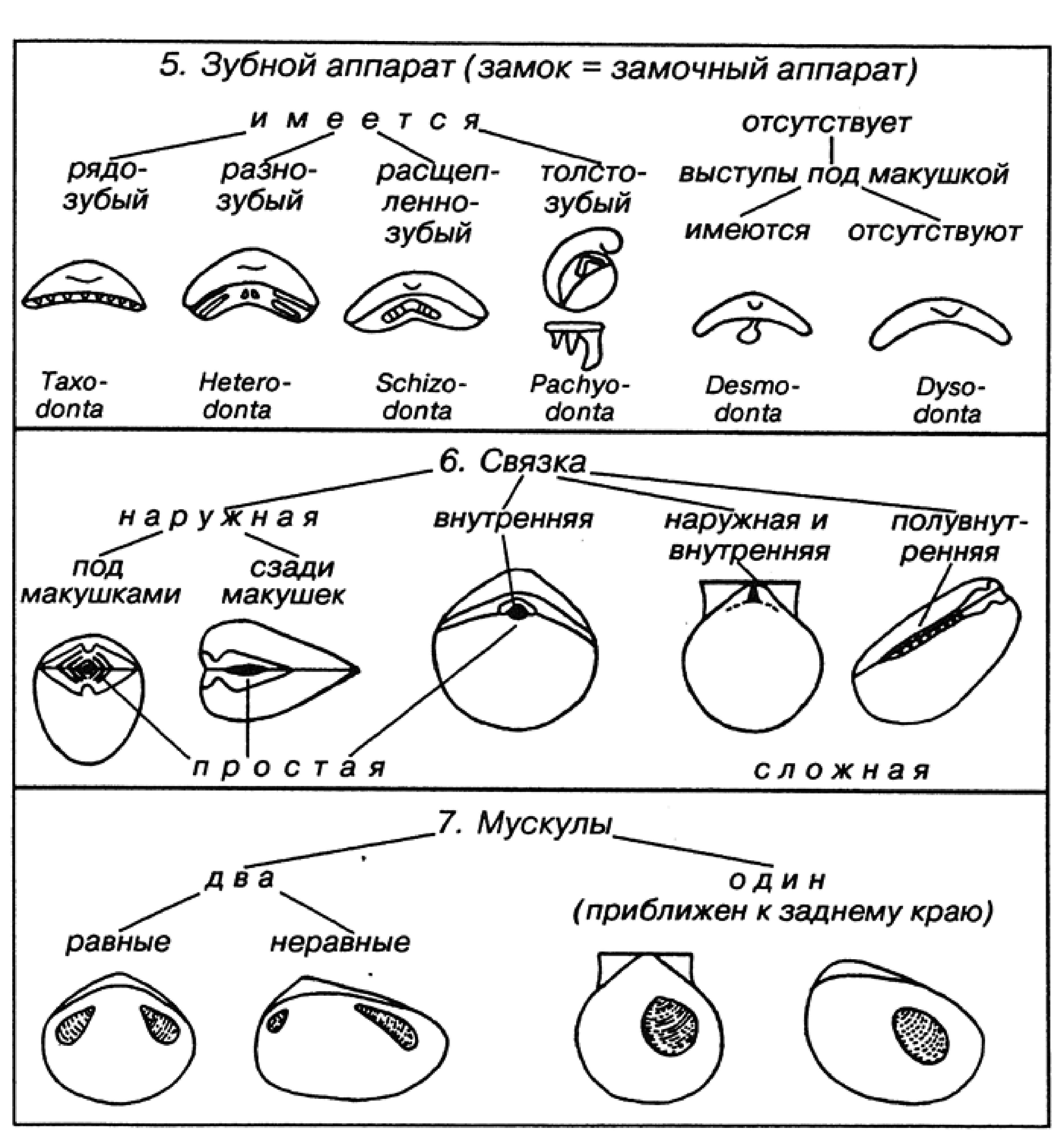


Рис. 158. Основные морфологические признаки двустворок

На внутренней поверхности створок наблюдаются следующие признаки: строение зубного аппарата, число и расположение мускулов, форма мантийной линии, особенности связки.

Строение зубного аппарата, или замка, является чрезвычайно важным признаком, на котором до недавнего времени была основана систематика двустворок. Замок у двустворок представляет собой серию выступов — зубов на смычном крае одной створки и серию соответствующих им углублений на смычном крае противоположной створки. Зубной аппарат способствует плотному сочленению створок и фиксированию их в определенном положении друг к другу. Наиболее простой тип зубного аппарата — таксодонтный — представлен расположенными в ряд зубами сходного строения. Наличие под макушкой коротких вертикальных главных или кардинальных зубов и находящихся впереди и сзади макушки удлиненных, параллельных смычному краю боковых или латеральных зубов характерно для зубного аппарата разнозубого типа. Расщепленнозубый замок определяется наличием под макушкой массивного зуба, расходящегося книзу на две ветви, при этом зубы осложнены поперечными насечками. Зубной аппарат в виде массивных конических или несколько изогнутых тупых выступов получил название замок толстозубого типа. У многих двустворок зубы отсутствуют, а иногда под макушкой развиваются выступы для поддержания внутренних органов либо для размещения связки — связкозубые.

Мантийная линия представляет собой след прикрепления мантии к раковине. Она бывает цельной и располагается параллельно краю раковины на некотором расстоянии от него. У двустворок, имеющих сифоны, мантийная линия на заднем конце раковины отступает вглубь и образует мантийный синус, или мантийную бухту. Глубина мантийного синуса коррелятивно связана с длиной сифонов, а значит отражает глубину зарывания двустворки.

Раковина двустворок может открываться и закрываться. Открывание, а точнее приоткрывание створок, происходит с помощью эластичной связки, а закрывание — быстрое захлопывание створок в случае опасности — с помощью мускулов. Однако у зарывающихся и сверлящих форм невозможно полное смыкание створок, так как у них имеются различной длины сифоны, которые далеко не всегда полностью втягиваются в раковину. У таких форм имеется зияние на заднем, а изредка и на переднем конце раковины. В исключительных случаях у сверлящих дерево двустворок сохраняются реликты раковины (корабельный червь Teredo). Таким образом, связка и мускулы действуют как антагонисты.

Положение и строение связки бывают различными (см. рис. 158). По положению выделяются связки наружные и внутренние. Наружная связка располагается под макушкой на треугольной площадке — арее либо на удлиненной связочной подпорке

по одну или по обе стороны от макушки. Внутренняя связка находится в желобке под макушкой или на специальном выступе одной из створок, прикрепляясь другим концом изнутри к подмакушечной поверхности противоположной створки. Нередко наблюдается сочетание наружной и внутренней связки. У небольшой группы двустворок на смычном крае имеются многочисленные вертикальные связочные ямки или горизонтальные связочные борозды; связка такого типа называется *сложной*.

Мускульные отпечатки (два, реже один) равной или неравной величины имеют округлую, овальную, редко удлиненную форму. При наличии неравных мускулов задний больше переднего.

Створки подразделяются на правые и левые. При ориентации раковины передним концом вперед и макушкой вверх правая створка будет расположена с правой стороны, а левая — с левой. Имеется несколько дополнительных признаков, помогающих определить передний и задний концы створки (мантийный синус, размер и число мускульных отпечатков, зияние раковины).

Учитывая, что палеонтологу предстоит иметь дело в первую очередь с раковиной, мы отдаем предпочтение отрядной системе, основанной на строении замка, хотя сейчас предложены принципиально иные таксоны, базирующиеся на строении мягкого тела.

Отряд Taxodonta, или рядозубые ($Є_2$–O). Раковина равностворчатая, гладкая или ребристая (рис. 159). Смычный край прямой

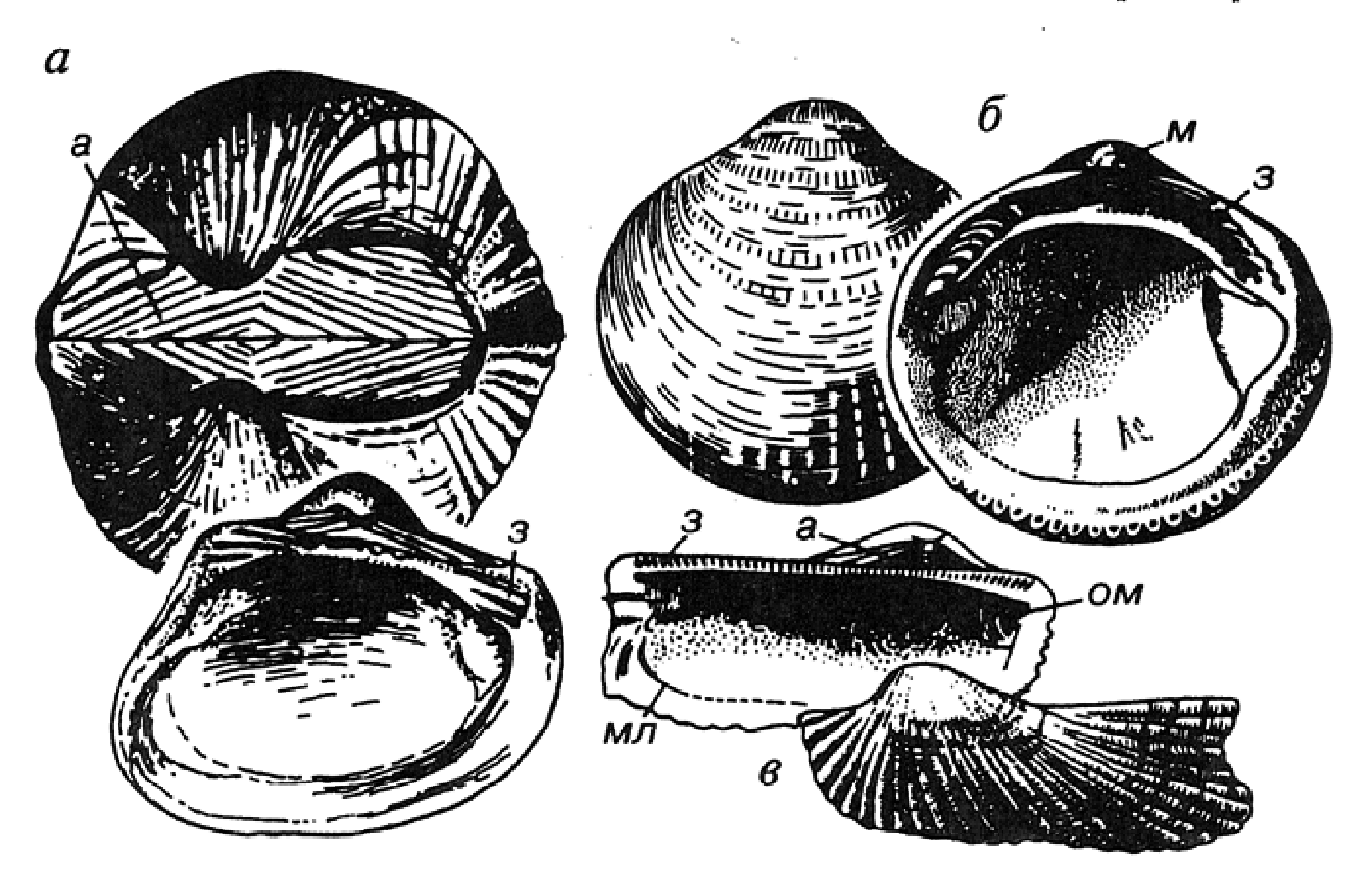


Рис. 159. Отряд Taxodonta ($Є_2$–Q)
а — Cucullaea s.lato (J–Q); *б* — Glycymeris (K–Q); *в* — Arca (J_3–Q). а — арея с шевронами, з — зубы, м — макушка, мл — мантийная линия, ом — отпечатки мускулов

34*

или изогнутый. Зубной аппарат рядозубого типа. Мантийная линия цельная, изредка с небольшим синусом; наблюдаются два почти равновеликих мускульных отпечатка. Связка преимущественно наружная, расположенная на арее с шевронами, реже внутренняя, находящаяся в небольшом углублении под макушкой. Таксодонты обитают в бассейнах с нормальной и пониженной соленостью. Они ползают по дну, некоторые неглубоко зарываются в грунт либо поселяются в норках и прикрепляются внутри них с помощью биссусных нитей.

Отряд Dysodonta, или беззубые (O–Q). Раковина неравностворчатая, реже равностворчатая (рис. 160). Зубы отсутствуют, хотя в некоторых случаях имеются два зубовидных выступа в одной створке

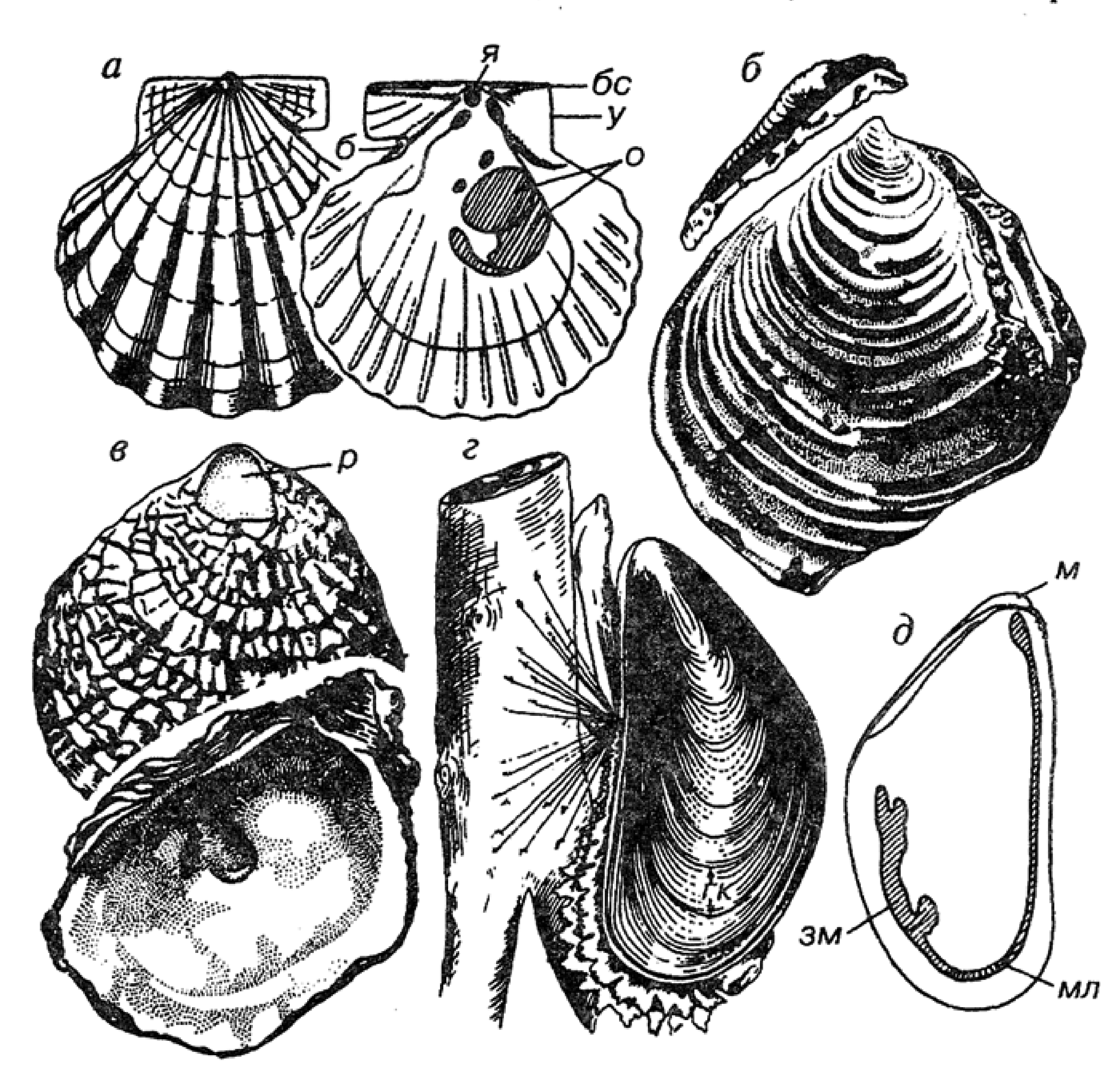


Рис. 160. Отряд Dysodonta (O–Q)
а — Chlamys (T–Q); *б* — Inoceramus (J–K); *в* — Ostrea (K–Q); *г*, *д* — Mytilus (J_3–Q): *г* — прижизненное положение, *д* — раковина изнутри. б — биссусный вырез, бс — борозда для внешней связки, гк — годичные кольца нарастания, зм — отпечаток заднего мускула, м — конечная макушка, мл — мантийная линия, о — отпечаток мускула, р — рубец прикрепления, у — ушки, я — ямка для внутренней связки

и две соответствующие ямки в другой. Мантийная линия цельная, мускульных отпечатков один либо два неравной величины (передний меньше заднего), со вторым признаком связано второе название этого отряда — Anisomyaria — неравномускульные. Связка по положению бывает внутренняя или наружная, либо совместная наружная и внутренняя, иногда полупогруженная; а по строению простая или сложная. Сложная связка, внутренняя или полупогруженная, разделена на многочисленные сегменты, расположенные на прямом смычном крае.

Беззубки — один из наиболее крупных отрядов двустворок, живущих в бассейнах с различной соленостью. К ним принадлежат устрицы, мидии, гребешки и чрезвычайно важные для стратиграфии Kolymia, Buchia, Monotis, Inoceramus.

Группа устриц характеризуется неравностворчатой массивной раковиной, имеющей один мускульный отпечаток и желобок для внутренней связки. Устрицы поселяются банками, они ведут неподвижный образ жизни, либо цементируются, либо свободно лежат на дне. В примакущечной части на нижней створке наблюдается рубец прикрепления.

Гребешки, или пектениды, имеют створки с почти центральными макушками и обособленными по бокам ушками; скульптура радиальная. Неравностворчатость менее резкая, чем у устриц. Гребешки за счет ритмичного открывания и закрывания створок могут плавать, часто опускаясь на дно; иногда они прикрепляются к дну с помощью биссуса. Многие устрицы, гребешки и мидии съедобны.

Отряд Schizodonta, или расщепленнозубые (O–Q). Раковина равностворчатая, обычно разнообразно скульптированная (рис. 161).

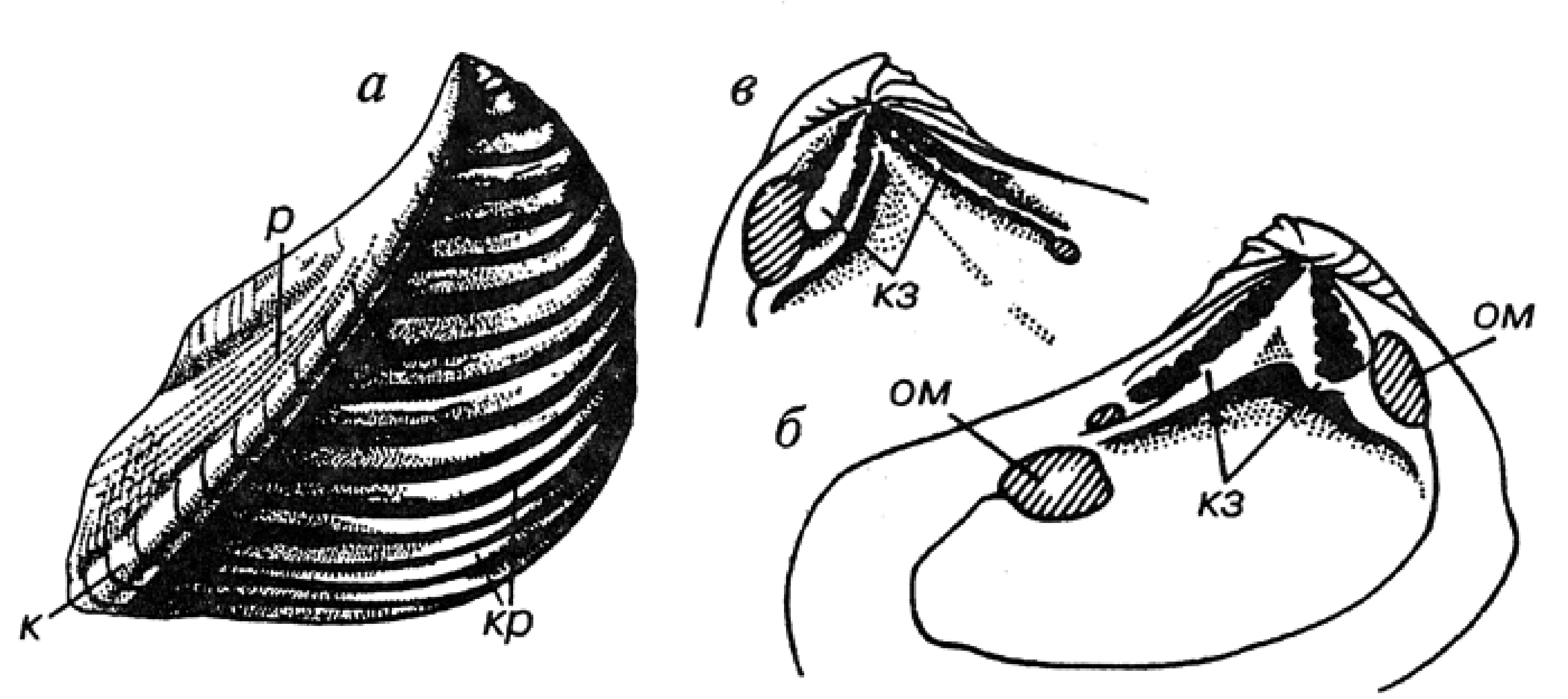


Рис. 161. Отряд Schizodonta (O–Q)
а–в — Trigonia (T_3–K_1): *а* — правая створка, *б*, *в* — схема внутреннего строения левой (*б*) и правой (*в*) створок. к — киль, кз — зубной аппарат расщепленнозубого типа, кр — концентрические ребра, ом — отпечаток мускула, р — радиальные ребра

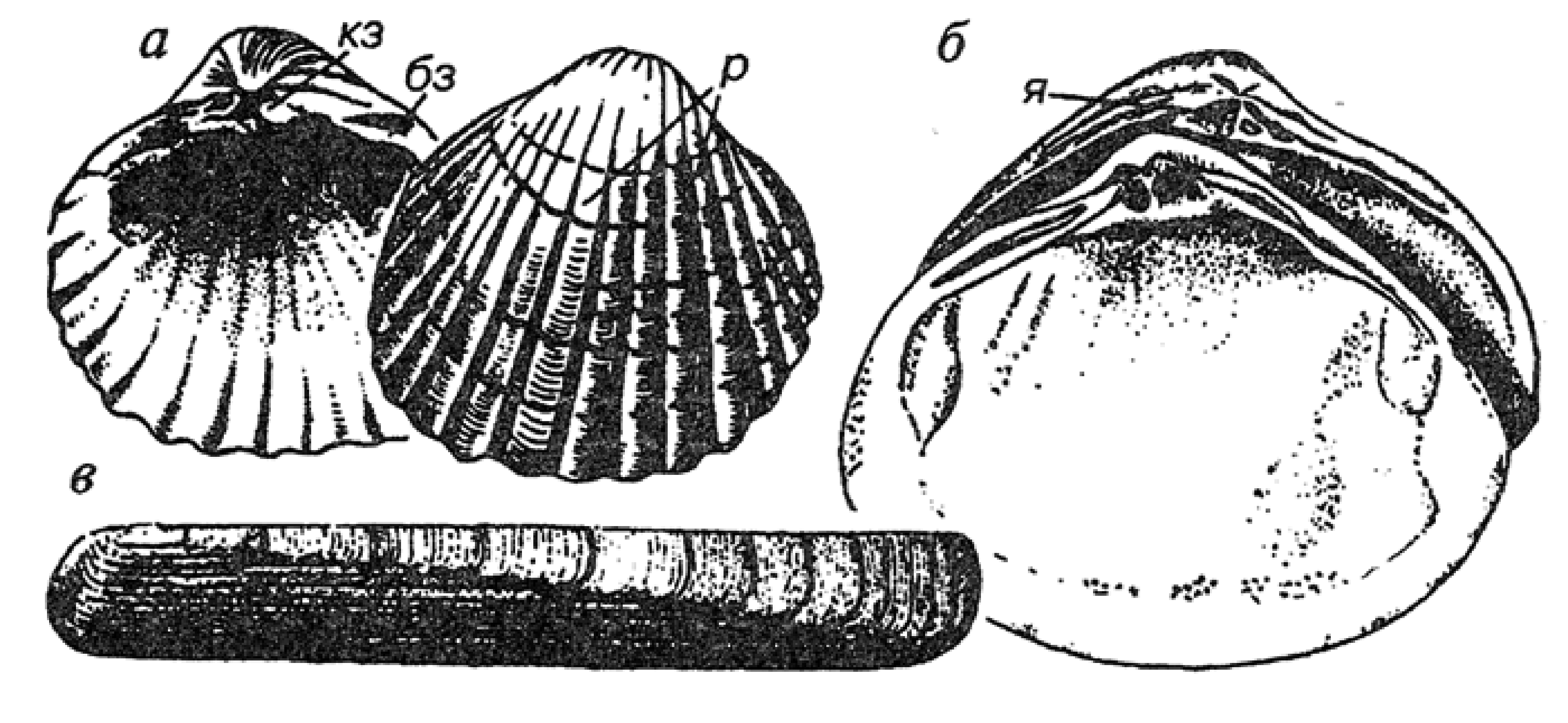


Рис. 162. Отряд Heterodonta (S–Q)
а — Cardium (N–Q); *б* — Mactra (₽$_2$–Q); *в* — Solen (N–Q). бз — боковые зубы, кз — кардинальные зубы, р — радиальные ребра, я — ямка для внутренней связки

Зубной аппарат расщепленнозубого типа. Мантийная линия цельная, мускульных отпечатков два, относительно равных размеров. Связка наружная, располагающаяся сзади макушек. Формы подвижные, возможно, у некоторых ископаемых родов имелся биссус. Стратиграфически важная группа расщепленнозубых двустворок — меловые тригонииды.

Отряд Heterodonta, или разнозубые (S–Q). Раковина равностворчатая, гладкая или скульптированная (рис. 162). Зубной аппарат разнозубого типа с различно развитыми кардинальными и латеральными зубами; нередко наблюдается частичная или полная редукция зубов. Мантийная линия цельная или с синусом. Два мускульных отпечатка примерно равных размеров. Связка наружная,

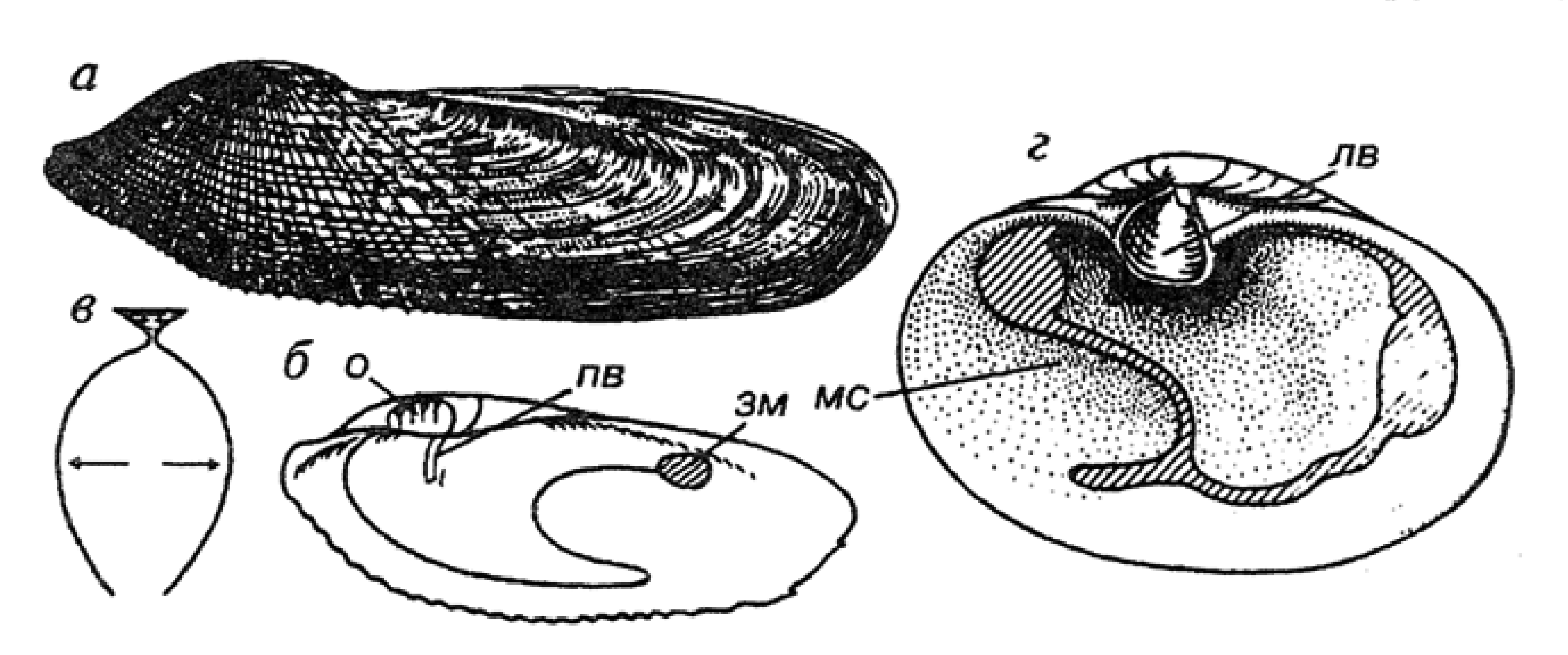


Рис. 163. Отряд Desmodonta (O–Q)
а–в — Pholas (K–Q): *а*, *б* — раковина снаружи и изнутри, *в* — схема, показывающая действие мускулов; *г* — Mya (₽$_3$–Q). зм — отпечаток заднего мускула, лв — ложковидный выступ для связки, мс — мантийный синус, о — примакушечный отворот раковины, пв — пластинчатый выступ для ножного мускула

комбинированная (наружная и внутренняя), реже внутренняя. Формы подвижные, ползающие либо способные прыгать с помощью мускулистой ноги, некоторые зарываются в грунт. У последней группы раковина имеет заднее, а иногда и переднее зияние.

Отряд Desmodonta, или связкозубые (O–Q). Раковина равностворчатая, гладкая или тонкоскульптированная (рис. 163). Под макушкой на одной или обеих створках имеются выступы, служащие для прикрепления связки или поддержания внутренних органов; зубы отсутствуют. Мантийный синус глубокий, раковина зияющая сзади, а нередко и спереди. Мускульные отпечатки почти равной величины. Связка внутренняя, изредка отсутствует. Десмодонты ведут зарывающийся или сверлящий образ жизни (камнеточцы и древоточцы), у последних раковина почти редуцируется, занимая не более 1/30 длины взрослого животного.

Отряд Pachyodonta, или толстозубые (J_3–K). Раковина неравностворчатая с высокой конической нижней створкой и почти плоской верхней либо обе створки или одна из них имели роговидную форму, при этом макушки всегда закручены спирально (рис. 164).

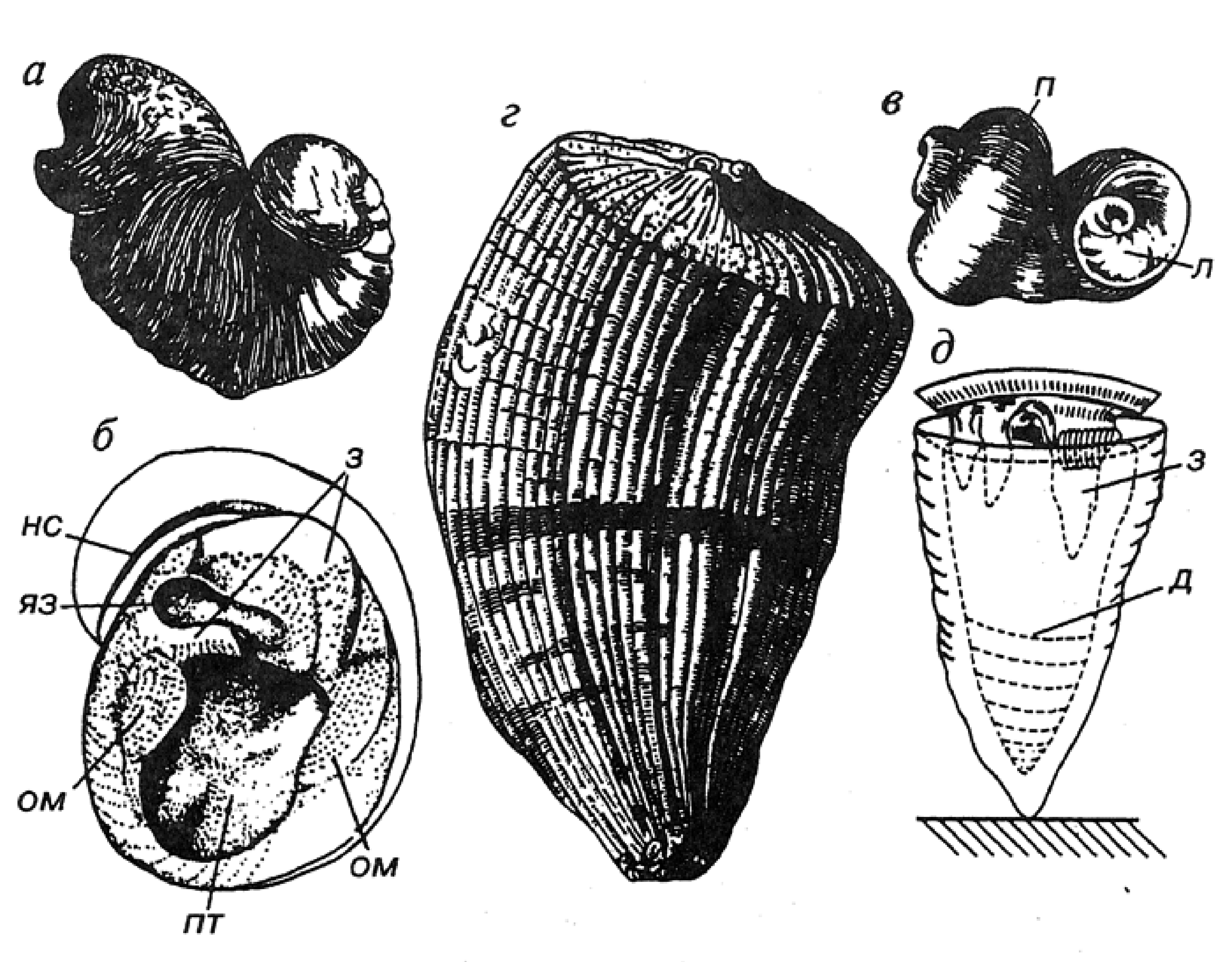


Рис. 164. Отряд Pachyodonta (J_3–K)

а, б — Heterodiceras (J_3t–K_1b): *а* — общий вид, *б* — правая створка изнутри; *в* — Requienia (K_1); *г, д* — Hippurites s. lato (K_2): *г* — общий вид, *д* — схема строения. д — днища, з — зубы, л — левая створка, нс — наружная связка, ом — отпечатки мускулов, п — правая створка, пт — полость для мягкого тела, яз — ямка для зубов

Зубы массивные дуговидно изогнутые или конические. Для этого отряда нередко используется название *рудисты* (лат. rudis — грубый, толстокожий). Рудисты вели прикрепленный образ жизни и были приурочены к тепловодным морским бассейнам прошлого.

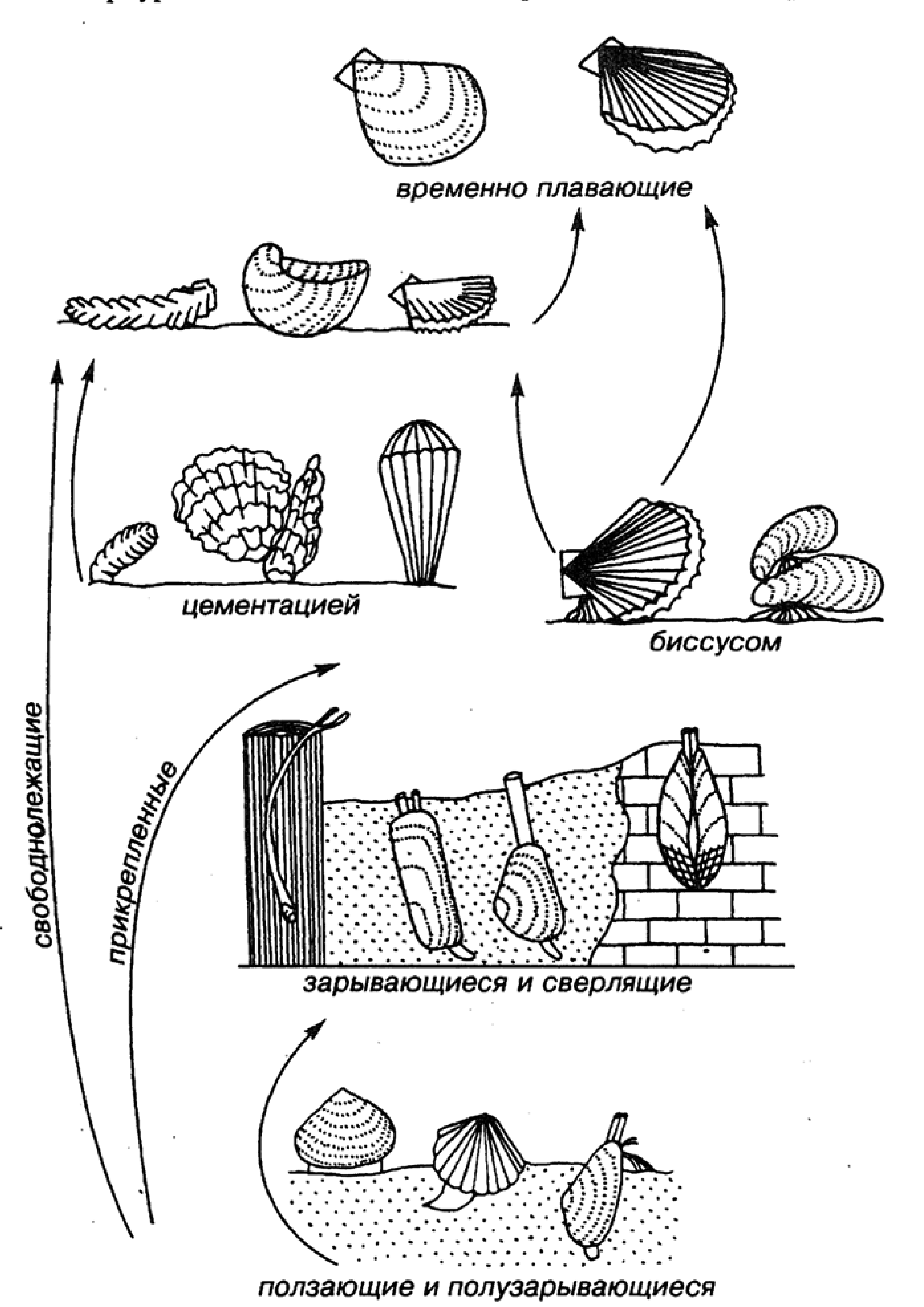


Рис. 165. Образ жизни и экологические группировки двустворчатых моллюсков

Рудисты с конической раковиной внешне напоминают одиночные кораллы (конвергенция) и, подобно им, участвовали в рифообразовании.

Современные двустворки обитают в бассейнах с различной степенью солености и различной температурой, предпочитая сублитораль. Подобно другим бентосным организмам они чутко реагируют на изменение факторов среды: солености, температуры, глубины, характера грунта и других, по отношению к которым выделяются различные экологические типы (рис. 165). Двустворки, живущие на поверхности грунта, медленно передвигаются по нему или могут с помощью ноги совершать прыжки. Многие представители утратили способность к передвижению и перешли к неподвижному образу жизни. Они свободно лежат на дне, многие устрицы цементируются, а мидии прикрепляются к дну биссусными нитями. Биссус выделяется находящейся в ноге биссусной железой и выходит наружу через биссусную щель в виде тонких эластичных нитей. Неподвижные формы могут образовывать поселения, получившие название «банки». Некоторые двустворки за счет ритмичного открывания и закрывания створок приспособились к перемещению в придонной толще воды. На протяжении жизни способ существования может меняться: прикрепление с помощью биссуса на одних стадиях сменяется перемещением в толще воды за счет хлопания створок — на других. Многие двустворки зарываются в рыхлые, чаще всего илистые грунты, либо приспосабливаются к сверлению прочных пород или дерева: камнеточцы и древоточцы. Развитие двустворчатых моллюсков шло по пути адаптивной радиации, при этом наблюдается коррелятивная связь между строением раковины и образом жизни.

Двустворчатые моллюски появились в кембрии. Со среднего кембрия известны рядозубые, которые фактически явились исходным типом. В ордовике возникли беззубые, связкозубые и расщепленнозубые, а с силура ведет начало отряд разнозубых; во второй половине мезозоя существовали своеобразные толстозубые двустворки.

Класс Головоногие. Classis Cephalopoda

(греч. kephale — голова; pous, podos — нога)

Головоногие моллюски — одна из важнейших групп беспозвоночных животных. К ним относятся стеногалинные морские организмы с высокоразвитой нервной системой. Головоногие появились в позднем кембрии; для биостратиграфии наиболее важны мезозойские аммониты и белемниты. В настоящее время существуют формы, имеющие как наружную, так и внутреннюю

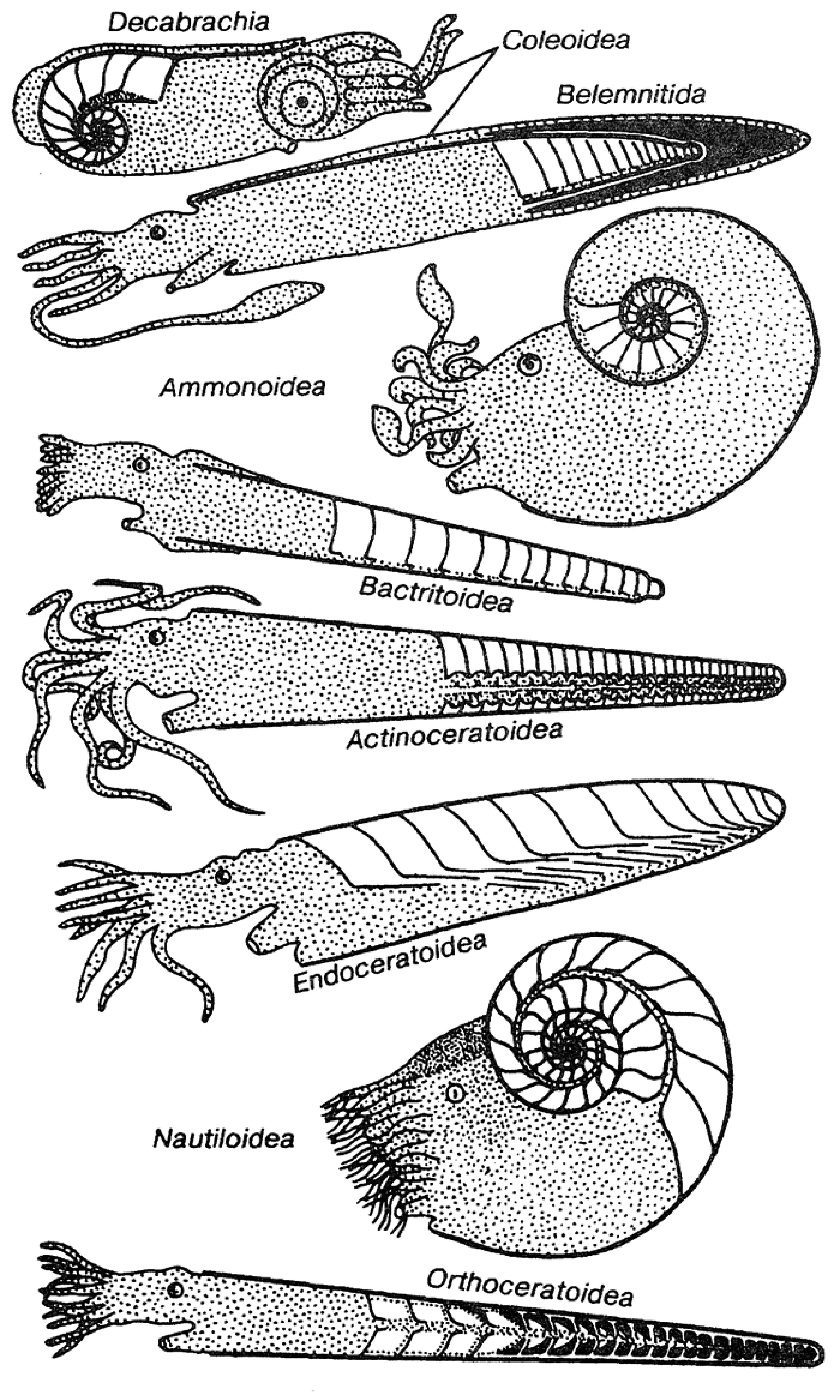


Рис. 166. Схема строения основных представителей класса Cephalopoda

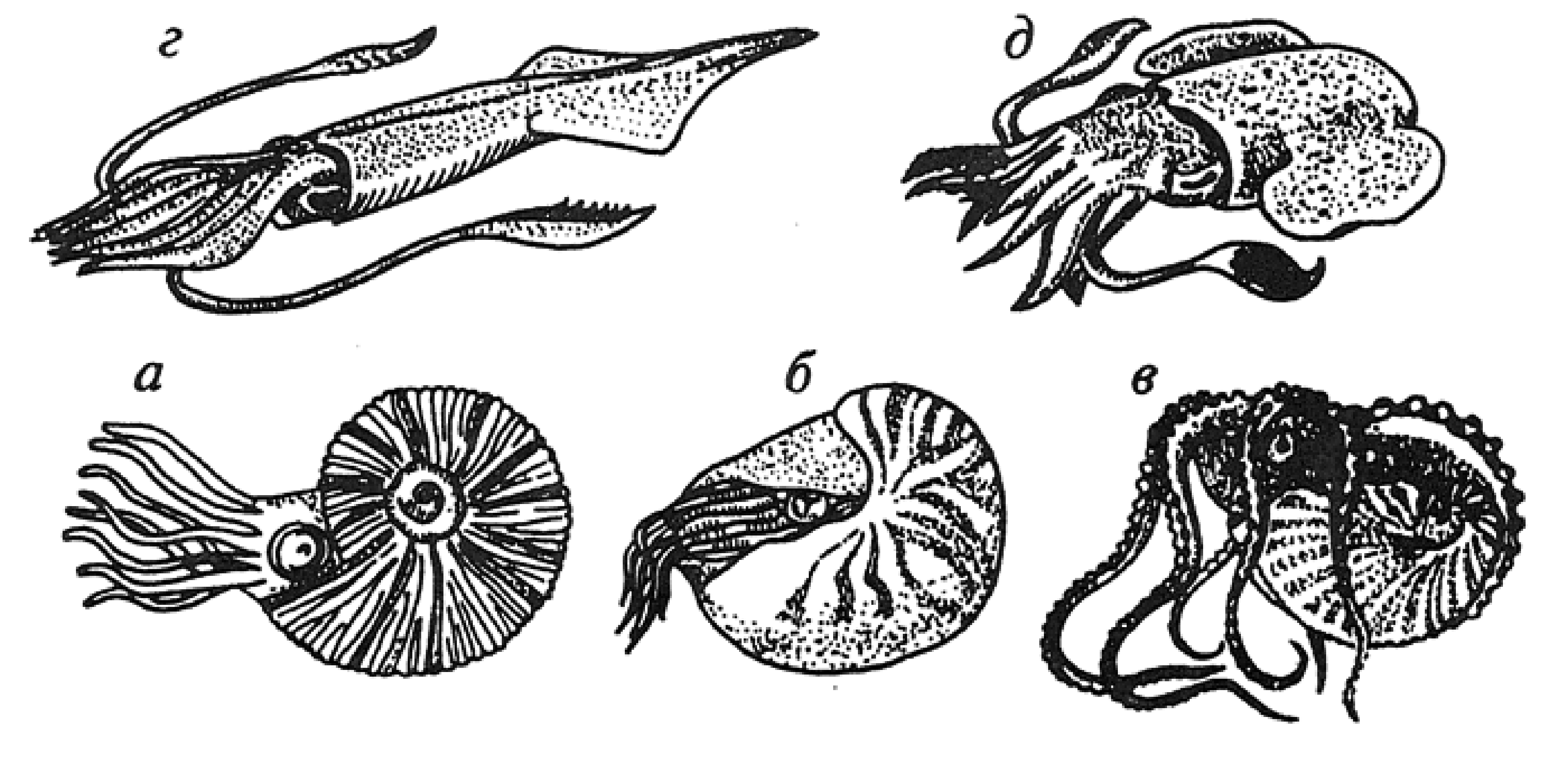


Рис. 167. Нектонные головоногие моллюски
а — реконструкция аммонита; *б* — наутилус; *в* — самка осьминога-аргонавта с выводковой раковиной; *г* — реконструкция белемнита; *д* — каракатица — сепия (*б–д* — Жизнь животных, 1968, т. 2)

раковину (рис. 166). Первые ограничены единственным родом Nautilus, а ко вторым принадлежат теутиды, или кальмары, сепииды, или каракатицы, и осьминоги. Помимо положения раковины наружнораковинные и внутреннераковинные головоногие моллюски различаются числом и строением рук, а также числом жабр; четыре жабры и множество коротких рук без присосков у первой группы; две жабры и 8–10 более длинных рук с присосками у второй группы. Большинство головоногих ведут нектонный образ жизни (рис. 167).

Названные отличия, а также строение радулы, наличие или отсутствие чернильного мешка длительное время служили основанием для разделения головоногих моллюсков на два подкласса: наружнораковинные — Ectocochlia (= четырехжаберные — Tetrabranchiata) и внутреннераковинные — Endocochlia (= двужаберные — Dibranchiata). Так как аммониты по строению раковины напоминают наутилуса, то считалось, что у них имелось сходное строение мягкого тела. Белемниты неизменно сближались с внутреннераковинными.

Рассмотрим строение головоногих моллюсков на примере современного наутилуса (рис. 168). Двусторонне-симметричная спирально-свернутая раковина состоит из нескольких оборотов. Мягкое тело помещается в конечной части раковины в так называемой жилой камере, занимающей от 1/3 до 1/2 последнего оборота. Внутренние обороты разделены вогнутыми слабоволнистыми перегородками (септами) на многочисленные камеры, сумма которых получила название «фрагмокон». Перегородки прикрепляются

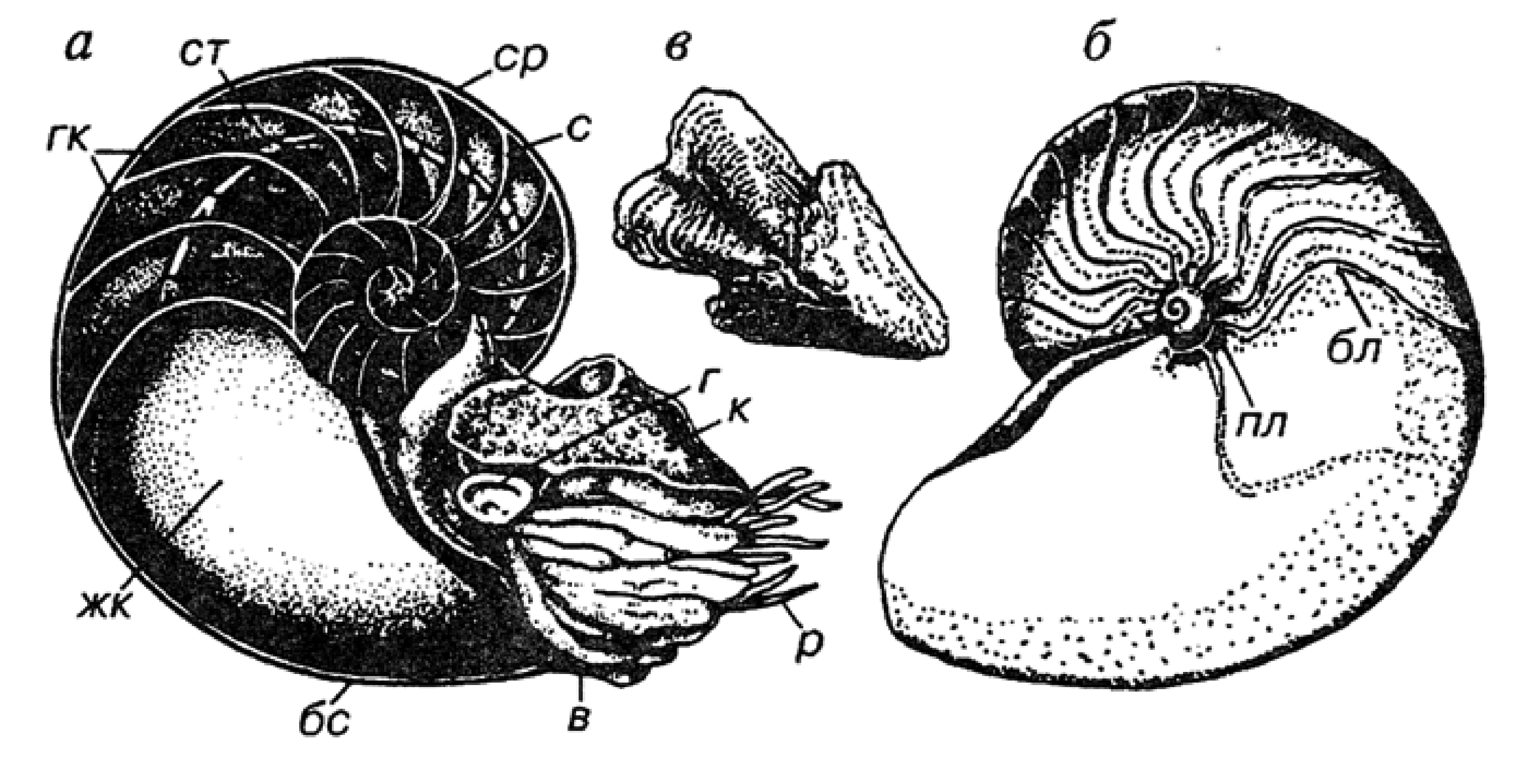


Рис. 168. Подкласс Nautiloidea (Є$_3$–Q)
а, *б* — Nautilus (₽$_3$–Q): *а* — разрез, *б* — ядро сбоку; *в* — ринхолит. бл — боковая лопасть, бс — брюшная сторона, в — воронка, г — глаз, гк — гидростатические камеры, жк — жилая камера, к — капюшон, пл — пупковая лопасть, р — руки, или щупальца, с — септы, ср — стенка раковины, ст — септальные трубки

изнутри к стенкам раковины, контур которой образует на ядре слабоволнистую перегородочную линию — линию прикрепления перегородки.

Камеры, ближайшие к жилой, заполнены жидкостью (гидростатические), а остальные — газом (воздушные). От заднего конца мягкого тела через все обороты протягивается тонкий кожистый тяж — сифон. В местах прохождения сифона края перегородок отгибаются назад и образуют короткие, направленные назад септальные (перегородочные) трубки.

На переднем конце мягкого тела располагается головной отдел с множеством коротких щупалец. Щупальца служат для захвата добычи и передачи ее ко рту, число их различно у самцов (порядка 65) и самок (может достигать 100). Рот снабжен челюстями и радулой.

В соответствии с положением животного в раковине выделяются наружная — брюшная, внутренняя — спинная и боковые стороны. Животное сообщалось с внешней средой через устье. При опасности головной отдел вместе с щупальцами втягивался в раковину и устье закрывалось кожистым капюшоном. Рядом со щупальцами на брюшной стороне находится воронка — мускулистая трубка, через которую из жаберной полости с силой выталкивается вода и животное приобретает поступательное движение в обратном направлении.

В настоящее время пришлось отказаться от традиционного разделения головоногих моллюсков на наружнораковинные и

внутреннераковинные, так как исследование немногочисленных отпечатков внутренних органов аммонитов выявило черты несомненного сходства с внутреннераковинными.

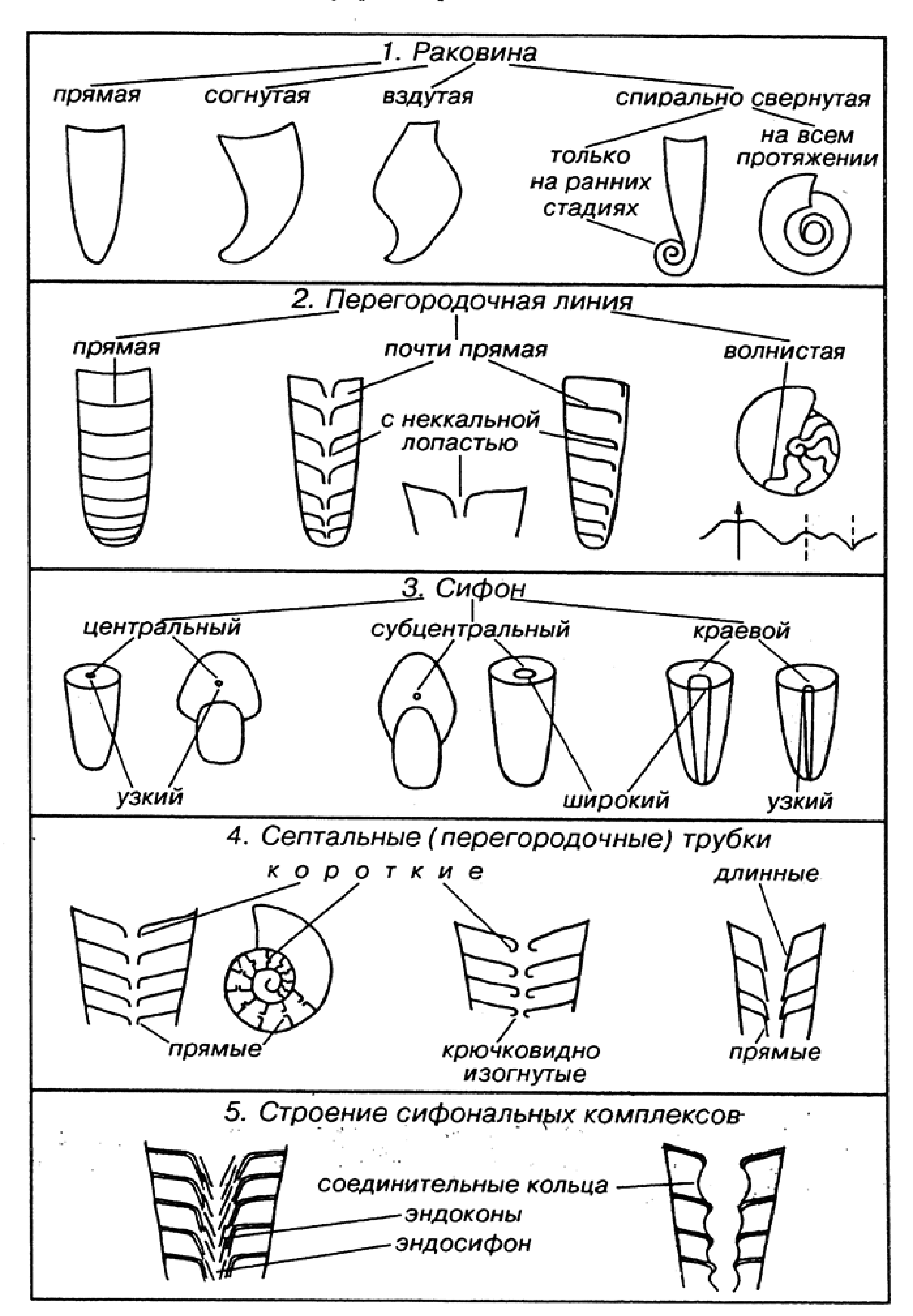


Рис. 169. Основные морфологические признаки наутилоидных головоногих

Ниже рассмотрены семь самостоятельных подклассов: Nautiloidea ($Є_3$–ныне), Orthoceratoidea (O–T, K), Endoceratoidea (O), Actinoceratoidea (O–C_2), Bactritoidea (S?, D–P, T?), Ammonoidea (D–K) и Coleoidea (D?, C–ныне). Только первый и последний подклассы существуют поныне, остальные являются вымершими. Основные признаки раковины головоногих моллюсков (кроме двух последних подклассов) даны на рис. 169. Раковина может иметь различную форму; поверхность чаще всего гладкая, реже (у подкласса Nautiloidea) наблюдаются ребра. Перегородочная линия прямая или в различной степени волнистая.

Сифон по положению может быть центральный, субцентральный и в различной степени краевой, обычно приближенный к брюшной стороне. Сифон преимущественно узкий (Nautiloidea, Orthoceratoidea и Bactritoidea), реже широкий, сложно устроенный (Actinoceratoidea, Endoceratoidea). У двух последних подклассов в сифональный комплекс могут входить соединительные кольца, эндоконы (известковые конусы с отверстием на вершине).

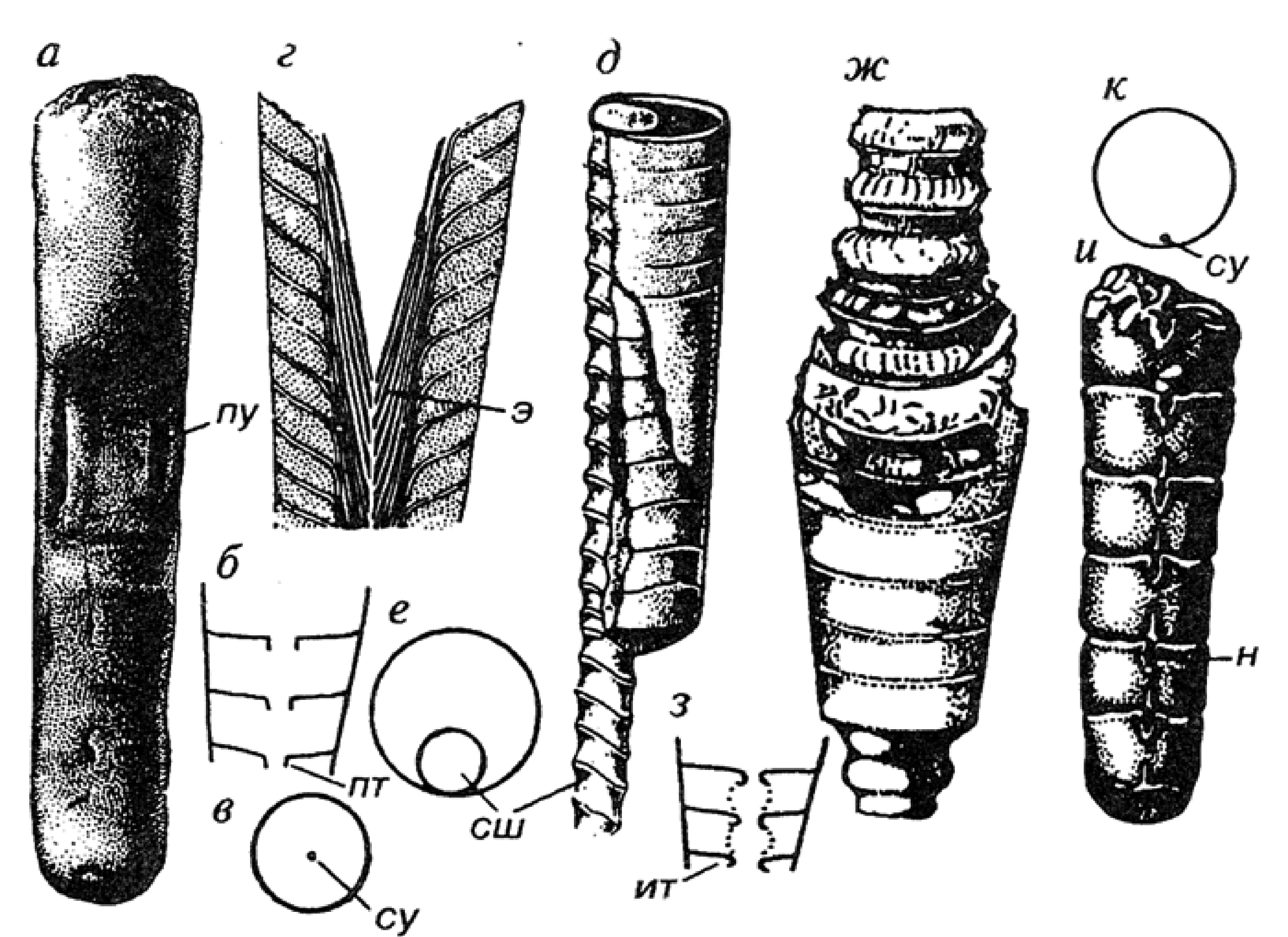


Рис. 170. Класс Cephalopoda ($Є_3$–Q)
а–в — Orthoceras (O_2): *а* — ядро жилой камеры, *б* — схема продольного разреза, *в* — схема поперечного разреза; *г–е* — Endoceras (O): *г* — продольный разрез, *д* — общий вид, *е* — схема поперечного разреза; *ж*, *з* — Actinoceras (O_2–S_1): *ж* — общий вид, *з* — схема продольного разреза; *и*, *к* — Bactrites (S?, D–P): *и* — общий вид, *к* — схема поперечного разреза. ит — изогнутые септальные трубки, н — неккальная лопасть, пт — прямые септальные трубки, пу — продольные углубления, су — сифон узкий, сш — сифон широкий, э — эндоконы

Подкласс Наутилоидеи. Subclassis Nautiloidea

(греч. nautes — моряк, лодочница; народное название — кораблик, ботик)

Раковина наутилоидей прямая, согнутая, спирально свернутая на всем протяжении или только на ранних стадиях (см. рис. 169). Нередко она бочонко- или горбообразно расширяющаяся. Поверхность раковины чаще всего гладкая, иногда наблюдаются ребра. Перегородочная линия от почти прямой до в различной степени волнистой, редко — сложно рассеченная. Сифон обычно центральный, хотя иногда может располагаться эксцентрично. Короткие септальные трубки направлены назад; их форма изменяется от прямых (ортохоанитовых) до изогнутых (циртохоанитовых). Подкласс Nautiloidea подразделяется на несколько отрядов, в том числе Plectronoceratida ($Є_3$–O_1), Oncoceratida (O–C), Nautilida (D–Q) и др. К последнему отряду принадлежит единственный современный род этого подкласса — Nautilus, живущий ныне в теплых бассейнах (Индийский и западная часть Тихого океана). Обитает наутилус преимущественно на глубинах от 100 до 600 м, совершая вертикальные суточные миграции и питаясь в основном падалью.

Подкласс Ортоцератоидеи. Subclassis Orthoceratoidea

(греч. orthos — прямой; keras — рог)

Вымершие головоногие моллюски (O–T, K), имеющие раковину от прямой до слегка согнутой, обычно гладкую, реже скульптированную, в исключительных случаях размеры раковины превышают 1 м (рис. 170). Перегородки линзовидно-вогнутые; перегородочная линия прямая или почти прямая. Сифон узкий, центральный или субцентральный; септальные трубки, как правило, прямые.

Подкласс Эндоцератоидеи. Subclassis Endoceratoidea

(греч. endon — внутри; keras — рог)

Наиболее крупные вымершие ордовикские головоногие, в исключительных случаях достигавшие в длину 3 м. Раковина прямая, реже согнутая, с вогнутыми перегородками, перегородочная линия прямая (см. рис. 170). Очень широкий краевой сифон, септальные трубки длинные, они доходят до следующей перегородки и заходят в предыдущую септальную трубку. Внутрисифонные отложения представлены известковыми коническими образованиями (эндоконами), имеющими отверстие на вершине. В центре

остается узкий сквозной канал — эндосифон. Эндоконы, несомненно, утяжеляли раковину, уравновешивая фрагмокон и жилую камеру и создавая возможность для перемещения животного в горизонтальном положении.

Подкласс Актиноцератоидеи. Subclassis Actinoceratoidea

(греч. aktis, aktinos — луч; keras — рог)

Вымершие палеозойские головоногие с прямой раковиной и прямой перегородочной линией (см. рис. 170). Широкий сифон занимает положение от субкраевого до субцентрального. Перегородочные трубки отогнутые, короткие; реже более длинные; полукруглые соединительные кольца и перегородочные трубки образуют эллипсо- или монетовидные (нуммулоидальные) сегменты сифона. Актиноцератоидеи, видимо, обитали около дна. Ордовик — средний карбон.

Подкласс Бактритоидеи. Subclassis Bactritoidea

(греч. bactron — палка)

Небольшая по объему группа вымерших головоногих моллюсков, давшая начало аммонитам и белемнитам. Раковина от прямой до согнутой, гладкая, реже скульптированная (см. рис. 170). Сифон узкий, занимающий брюшное положение. Перегородочная линия имеет брюшную (неккальную), а иногда и пологую боковую лопасть. Септальные трубки короткие прямые. Начальная камера (протоконх) колпачковидная или субсферическая. Бактритоидеи, видимо, возникли в силуре, их достоверные находки встречены в интервале с девона до перми; возможно, их последние представители дожили до триаса.

Подкласс Аммоноидеи. Subclassis Ammonoidea

(Ammon — египетское божество со спирально свернутыми рогами)

В строении раковины аммонитов имеется много общего с раковиной наутилуса. Она также разделена перегородками на серию камер. В отличие от наутилуса длина жилой камеры варьирует от 0,5 до 2 оборотов. Значит, форма мягкого тела аммонитов изменялась от короткого мешковидного, близкого к таковому у наутилуса, до длинного червеобразного. Камеры фрагмокона, если судить по наутилусу, были заполнены газом (воздушные), а несколько последних — жидкостью (гидростатические).

У большинства аммонитов раковина состоит из нескольких оборотов, расположенных в одной плоскости и соприкасающихся друг с другом или в различной степени перекрывающих друг друга (рис. 171). Для таких раковин используется термин «мономорфные». Различие мономорфных аммоноидей определяется формой поперечного сечения и объемлемостью оборотов. Наблюдаются раковины инволютные, полуинволютные, полуэволютные и эволютные. Меньшинство аммонитов имеет раковины гетероморфные: прямые, состоящие из одного–трех или нескольких прямых стволов с коленообразным перегибом между ними, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-плоскостные, заканчивающиеся крючком, спирально-винтовые, клубкообразные, спирально-конические на ранней стадии и разворачивающиеся на более поздних и т.д.

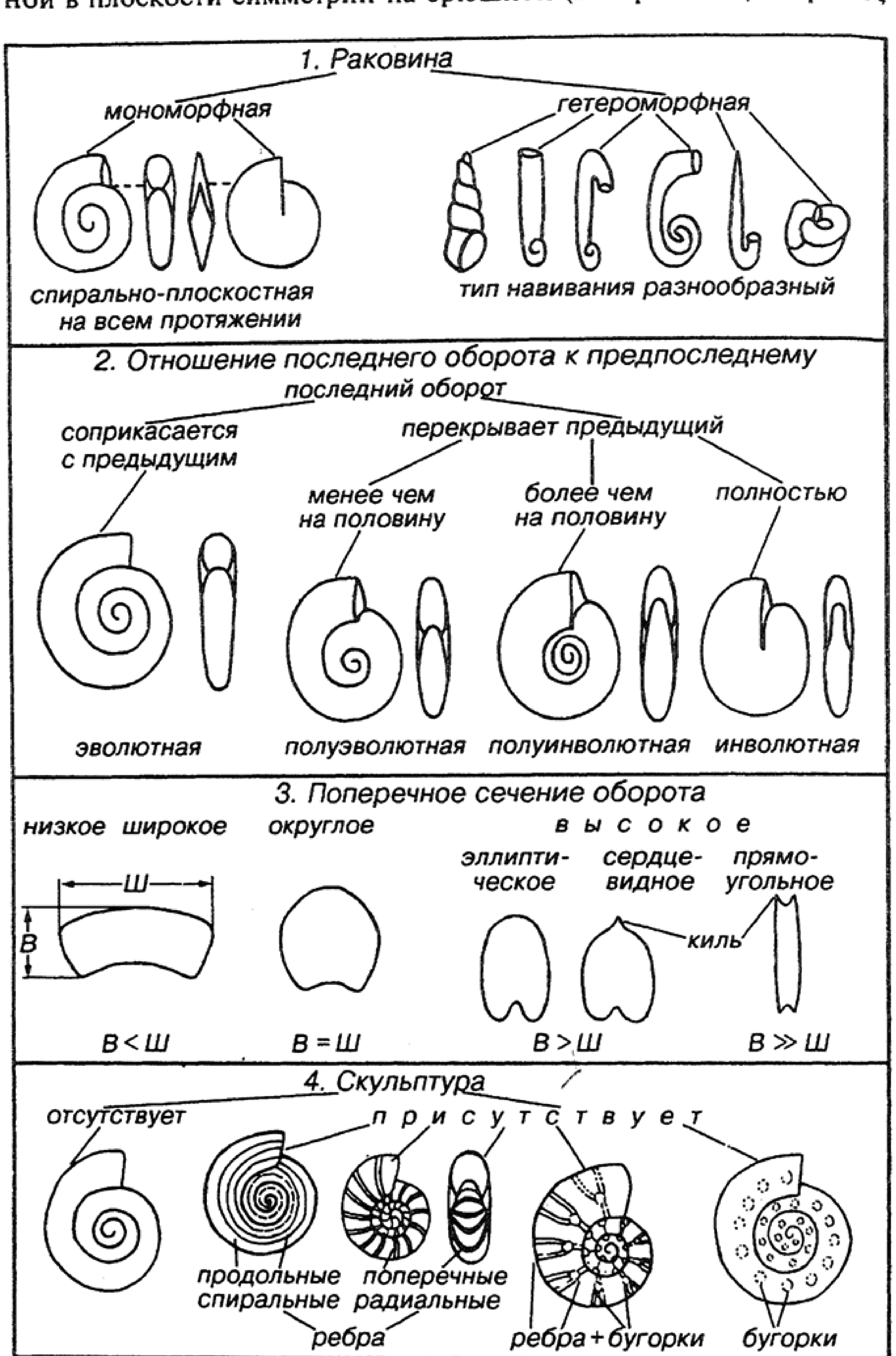
Аммоноидеи с мономорфной раковиной существовали с девона до мела; аммоноидеи с гетероморфной раковиной впервые появились в позднем триасе в момент максимальной регрессии морских бассейнов, вторично возникли в средней юре и наибольшего разнообразия достигли в меловой период. Позднемеловое время — последняя эпоха существования подкласса аммоноидей — является наряду с этим эпохой расцвета гетероморфных аммоноидей.

Линия соприкосновения оборотов называется швом. Так как ширина оборотов с возрастом увеличивается, то в средней части мономорфных раковин с двух сторон возникает углубление — пупок, относительная ширина которого определяется степенью объемлемости оборотов. Раковины аммоноидей бывают гладкие и скульптированные. Аммоноидеи имели узкий краевой сифон, располагающийся у большинства отрядов около брюшной стороны. У палеозойских аммоноидей короткие септальные трубки направлены назад, а у мезозойских — вперед. На разрезе раковины пермско-триасовых аммоноидей можно наблюдать переход от ретрохоанитовых к прохоанитовым септальным трубкам.

Один из важнейших признаков — строение лопастной линии. У аммоноидей в противоположность всем описанным подклассам перегородка имела гофрированный край, а значит линия ее прикрепления к раковине имела более сложный рисунок (см. рис. 171). Элементы линии, направленные назад, получили название лопасти, а вперед (к жилой камере) — седла. Для этого подкласса, в отличие от остальных, обычно употребляется термин «лопастная линия», значительно реже используют название «перегородочная линия».

Выделяют четыре типа лопастных линий. 1. Агониатитовый — с округлыми седлами и округлыми лопастями (D). 2. Гониатитовый —

с цельными округлыми седлами и цельными заостренными лопастями (D–P). Исключение относится к лопасти, расположенной в плоскости симметрии на брюшной (вентральной) стороне,



называющейся брюшной (вентральной) лопастью и обозначающейся буквой V. Эта лопасть у аммонитов с гониатитовой лопастной линией нередко является двураздельной или трехраздельной,

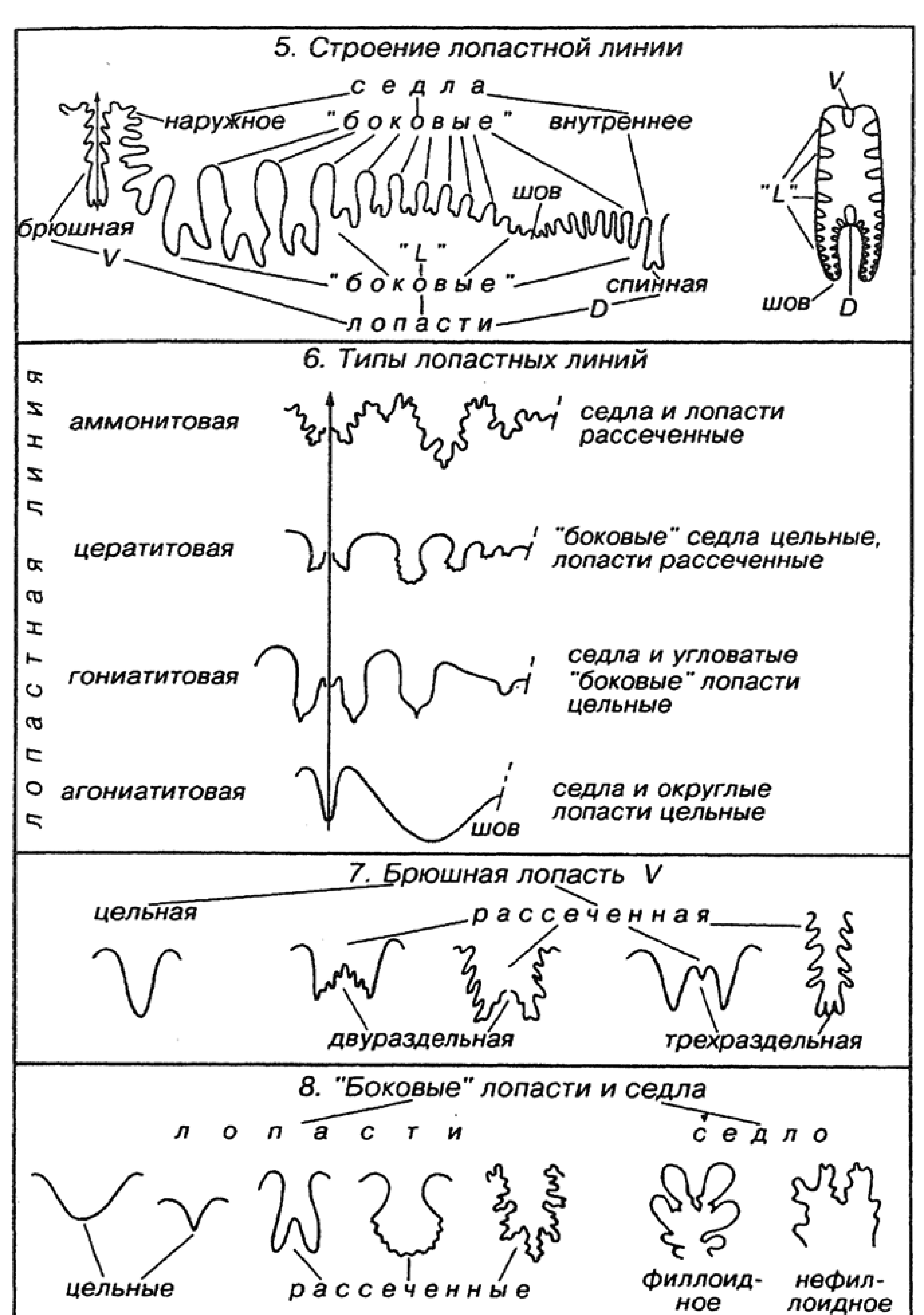


Рис. 171. Основные морфологические признаки аммоноидей

и определение типа лопастной линии проводится по лопастям, находящимся на боковой стороне. 3. Цератитовый — с цельными округлыми седлами и зазубренными рассеченными лопастями (C_3–T). Первые аммоноидеи с цератитовым типом лопастной линии появляются в позднем карбоне. Седло, расположенное рядом с брюшной лопастью, — наружное седло — может быть рассеченным. 4. Аммонитовый — с рассеченными седлами и лопастями (T–K). В позднемеловую эпоху у некоторых аммонитов наблюдается упрощение лопастной линии и возврат к цератитовому типу (псевдоцератиты).

У аммоноидей были обнаружены аптихи, анаптихи и синаптихи, трактовавшиеся как крышечки, закрывавшие в случае опасности устье. В настоящее время функциональное значение аптихов пересмотрено и они рассматриваются как часть челюстного аппарата.

Строение лопастной линии, ее изменение и усложнение в онто-филогенезе раковины, а также положение сифона лежат в основе разделения подкласса Ammonoidea на отряды. Ниже рассмотрено семь отрядов: Anarcestida (D), Prolecanitida (C–T_1), Goniatitida (D_2–P), Clymeniida (D_3), Ceratitida (P–T), Phylloceratida (T–K), Lytoceratida (T_3–K), Ammonitida (J–K). У всех отрядов, кроме Clymeniida, сифон брюшной.

Отряд Anarcestida (D). Раковины спирально-плоскостные от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптированные (рис. 172). У наиболее ранних форм раковина гетероморфная: обороты на всех стадиях либо только на начальных не соприкасаются, в центре остается пупковое (умбиликальное) зияние. Лопастная линия агониатитовая или гониатитовая, все седла цельные. Брюшная лопасть простая цельная или трехраздельная, обычно широкая.

Отряд Prolecanitida (C–T_1). Раковины мономорфные, спирально-плоскостные, от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптированные (см. рис. 172). Лопастная линия гониатитовая или цератитовая. Брюшная лопасть трехраздельная, преимущественно узкая.

Отряд Goniatitida (D_2–P). Раковины мономорфные от эволютных до инволютных, гладкие, реже скульптированные (рис. 173). Лопастная линия гониатитовая или цератитовая с двураздельной брюшной лопастью.

Отряд Clymeniida (D_3). Раковины мономорфные, обычно эволютные с медленно возрастающими оборотами и очень широким пупком (рис. 174). Поперечное сечение округлое, реже угловатое. Климениниды отличаются от всех остальных отрядов тем, что сифон располагается около спинной стороны. Лопастная линия гониатитовая, в плоскости симметрии на брюшной стороне нередко

Рис. 172. Отряды Anarcestida (D) и Prolecanitida (C–T_1)
а–в — Timanites (D_3); *г–е* — Medlicottia (P). V — брюшная лопасть

наблюдается седло, тогда как у остальных аммонитов на этом месте всегда находится лопасть.

Отряд Ceratitida (P–T). Раковины мономорфные, очень редко и только в позднем триасе жили немногочисленные цератиты

Рис. 173. Отряд Goniatitida (D_2–P)
а–в — Popanoceras (P_1); *г–е* — Paragastrioceras (P_1). пп — поперечные пережимы, рб — радиальные бугорки

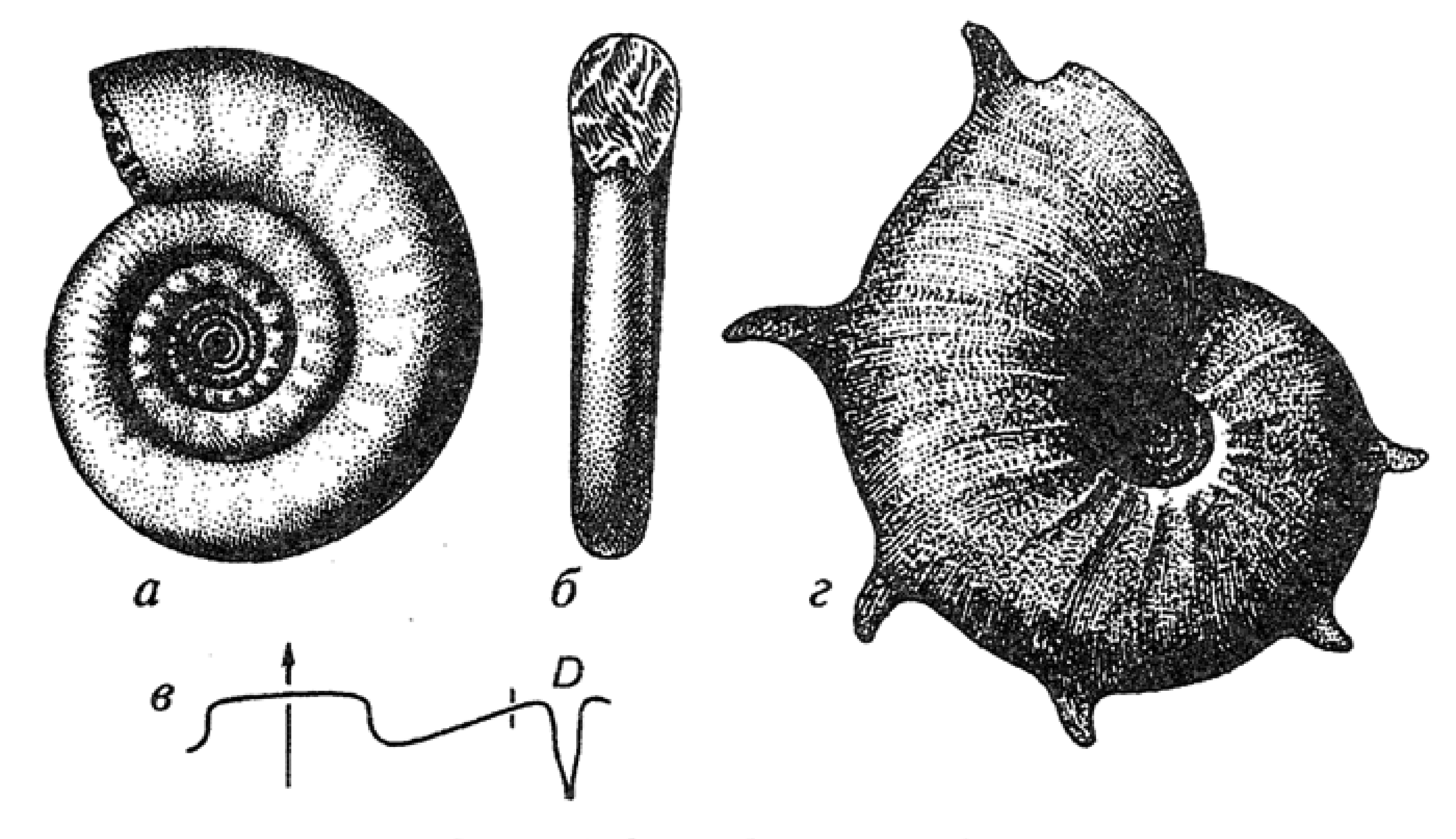


Рис. 174. Отряд Clymeniida (D_3)
а–в — Clymenia (D_3); *г* — Falciclymenia (D_3) (Богословский, 1962). D — спинная лопасть

с гетероморфной раковиной. Последние представлены прямыми, спирально-плоскостными с несоприкасающимися оборотами, спирально-винтовыми и т.д. Наряду с гладкими формами имеются скульптированные (ребра, шипы, бугорки, кили и т.д.). Лопастная линия цератитовая с мелкозазубренным основанием лопастей, очень редко аммонитовая (рис. 175). У гетероморф лопастная линия существенно упрощена.

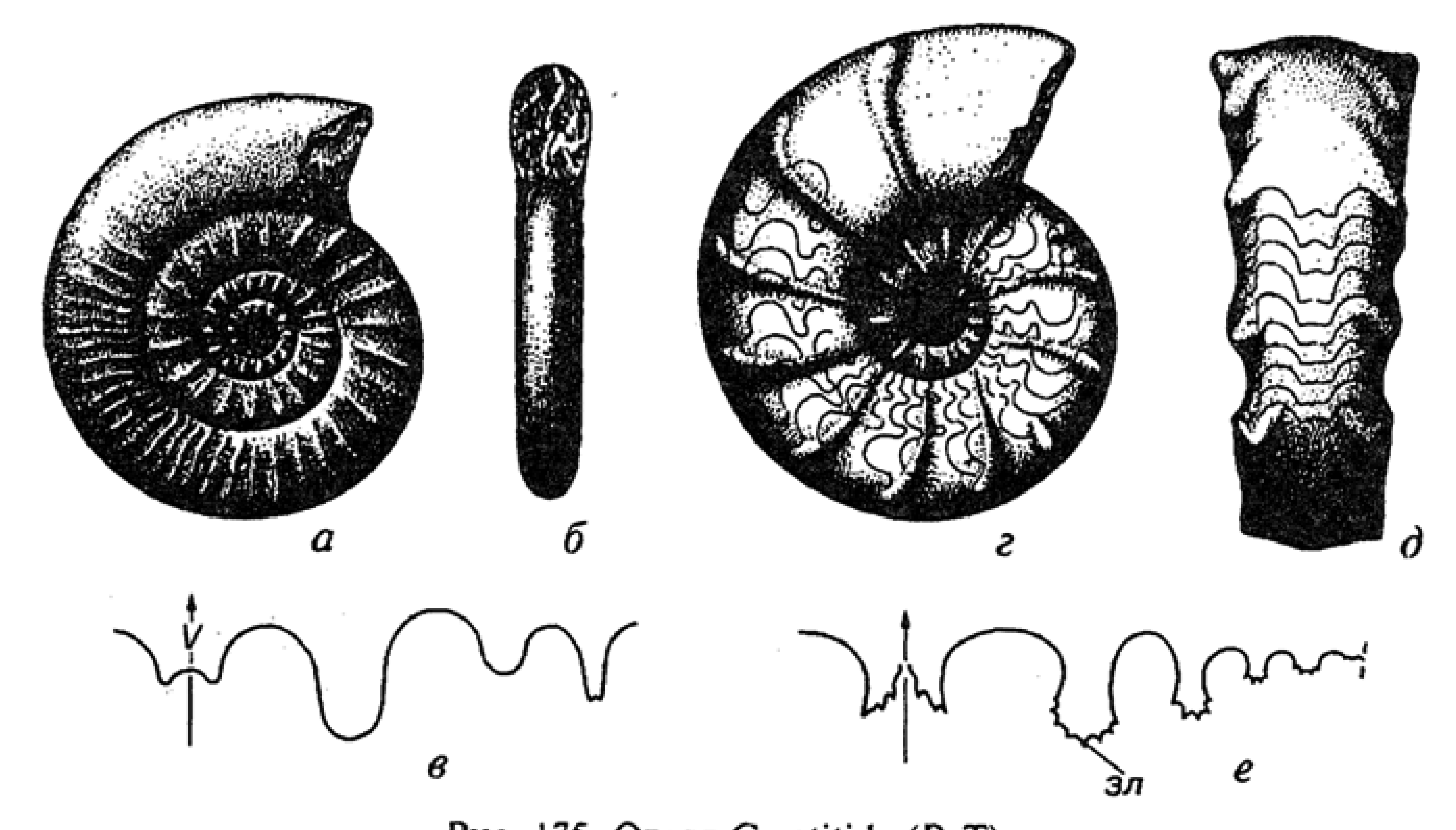


Рис. 175. Отряд Ceratitida (P–T)
а–в — Paraceltites (P_1); *г–е* — Ceratites (T_2). зл — зазубренная лопасть, V — брюшная лопасть

Отряд Phylloceratida (T–K). Раковины мономорфные, обычно инволютные, как правило, гладкие или слабоскульптированные (рис. 176). Лопастная линия аммонитовая, очень сложно рассеченная с трехраздельными лопастями. В связи с инволютностью

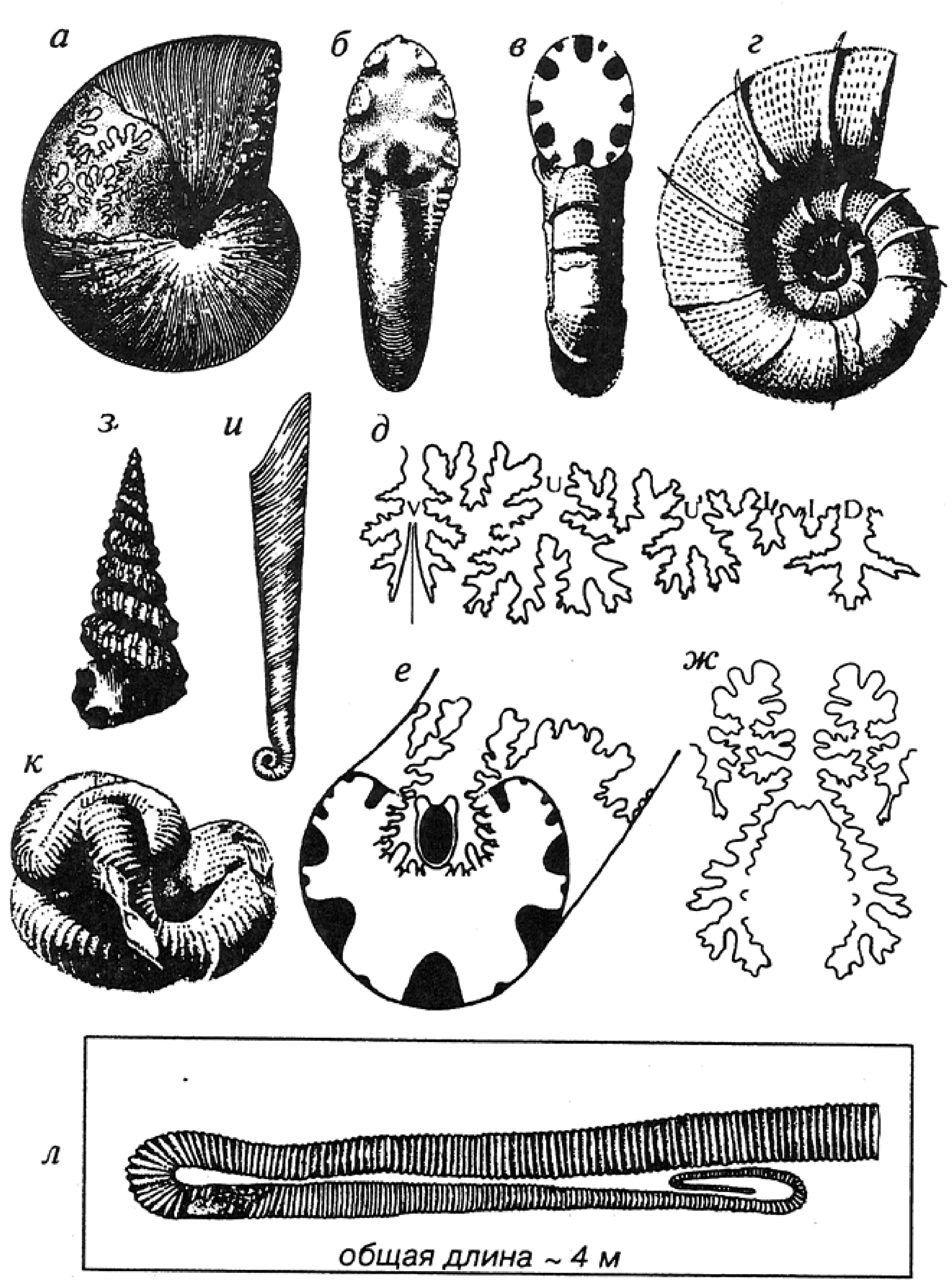


Рис. 176. Отряды Phylloceratida (T–K) и Lytoceratida (T_3–K)
а, *б* — Phylloceras (J–K_1); *в*, *г* — Lytoceras (J_{1-2}); *д* — лопастная линия Argonauticeras (K_1); *е* — схема строения септальных крыльев; *ж* — септальные крылья Tetragonites (K_1); *з* — Turrilites (K_2c); *и* — Baculites (K_2cp); *к* — Nipponites (K_2t–s); *л* — Diplomoceras (K_2m), Антарктида (коллекция А. Олейника и В. Цинсмайстера)

раковины на боковой стороне образуются многочисленные лопасти. Вторичные седла с округлыми лепестковидными (филлоидными) окончаниями. Сифон расположен очень близко к брюшной стороне.

Отряд Lytoceratida (T_3–K). Раковины мономорфные и гетероморфные. Первые преимущественно эволютные. Гетероморфные раковины разнообразные: прямые, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-винтовые, клубкообразные, спирально-плоскостные на ранних и крючкообразные на поздних стадиях и т.д. (см. рис. 176). Недавно в верхнемеловых отложениях Антарктиды обнаружен гигантский гетероморфный аммонит Diplomoceras; длина последнего ствола составляет около 2 м.

Сифон литоцератид плотно прилегает к брюшной стороне. Мономорфные раковины гладкие или слабоскульптированные, гетероморфные нередко несут ребра, шипы, бугорки. Аммонитовая лопастная линия сложно рассеченная, особенно у мономорф. Число лопастей невелико, что обусловлено округлым или округленно-квадратным сечением оборотов. На боковой стороне находится одна крупная двураздельная лопасть. Прочности раковины способствует возникновение септальных крылъев: удлиненные концы спинной лопасти доходят до следующей перегородки и прикрепляются к ней, т.е. септальные крылья — след прикрепления спинной лопасти к предыдущей перегородке, тогда как лопастная линия — линия прикрепления перегородки к раковине. В соответствии с этим лопастная линия располагается на поверхности оборота, а септальные крылья оставляют контур на поверхности перегородки (см. рис. 176). У литоцератид наблюдаются воротники, представляющие собой пластины, расположенные перпендикулярно к поверхности оборота. Устье простое, у небольшого числа литоцератид (род Scaphites) могут наблюдаться ушки, которые, видимо, являются половым признаком.

Отряд Ammonitida (J–K). Раковины мономорфные от эволютных до инволютных (рис. 177), реже гетероморфные, менее разнообразные по форме, чем гетероморфные литоцератиды, хотя среди них имелись прямые, спирально-плоскостные с несоприкасающимися оборотами, спирально-конические и пр. (рис. 178). Скульптура представлена ребрами, шипами, бугорками и т.д. Устье обычно простое, у некоторых, в основном среднеюрских, форм наблюдаются ушки, иногда присутствовал брюшной (вентральный) выступ и др. Лопастная линия аммонитовая. Лопасть на боковой стороне трехраздельная. У некоторых позднемеловых аммонитид произошло упрощение лопастной линии (псевдоцератиты).

Аммоноидеи возникли от бактритоидей, давших в раннем девоне отряд Anarcestida. Бактритоидей и ранних аммоноидей

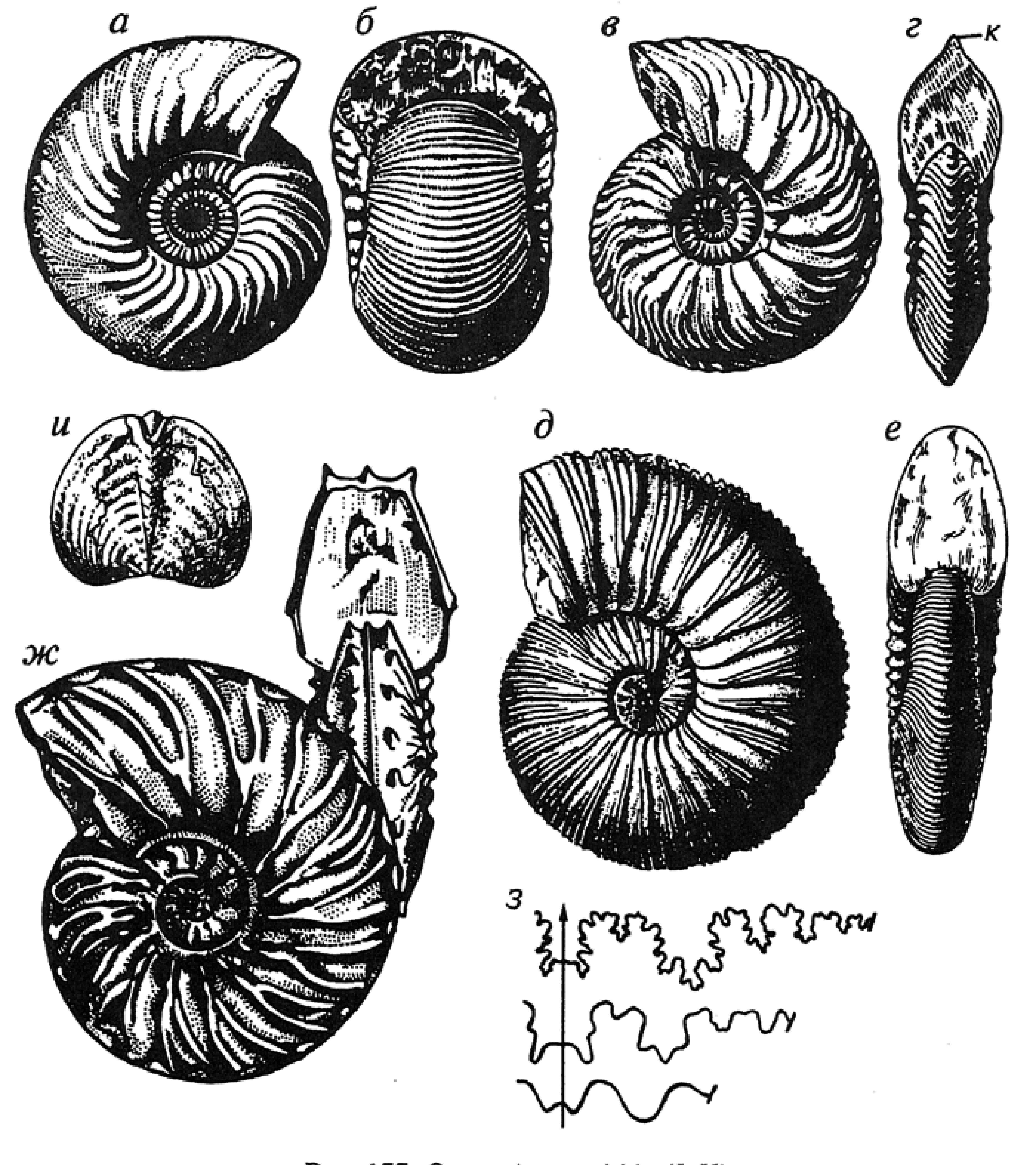


Рис. 177. Отряд Ammonitida (J–K)
Мономорфные раковины: *а, б* — Cadoceras (J_2k); *в, г* — Cardioceras (J_3o); *д, е* — Virgatites (J_3v); *ж, з* — Schloenbachia (K_2c): *ж* — общий вид, *з* — изменение лопастной линии в онтогенезе раковины; *и* — синаптих. к — киль

сближает несколько признаков: узкий краевой сифон, наличие брюшной, а иногда и широкой боковой лопасти, а также сходная субсферическая форма начальной камеры (протоконха). Прослежен конкретный филогенетический ряд от прямых, слабосогнутых раковин бактритоидей к свернутым раковинам аммоноидей, первоначально имевшим пупковое (умбиликальное) зияние (см. рис. 18). Анарцестиды представляли собой прогрессивную ветвь аммоноидей, давшую начало отрядам Goniatitida, Clymeniida и Prolecanitida. От последнего отряда в ранней перми возникли цера-

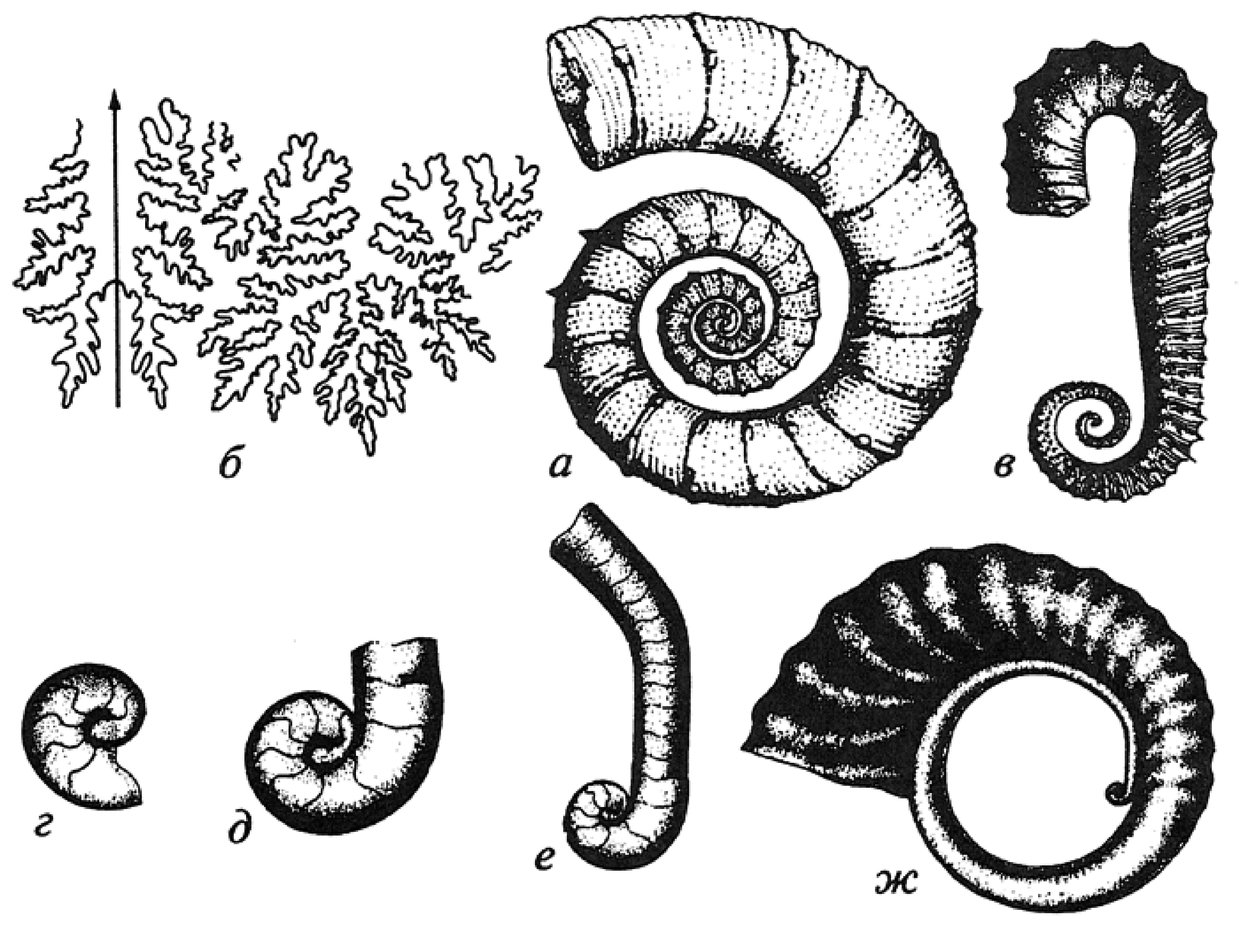


Рис. 178. Отряд Ammonitida (J–K)

Гетероморфные раковины: *а*, *б* — Crioceratites (K_1h–br); *в* — Ancyloceras (K_1a); *г*–*ж* — изменения в онтогенезе формы раковины Ammonitoceras (K_1a) (сильно увел.): *г* — первый оборот, *д* — начало прямого ствола, *е* — переход в пологую дугу, *ж* — раковина в 2,5 оборота, появляется скульптура

титы; в триасе они достигли максимального расцвета. Гетероморфные цератиты приурочены к моменту максимальной регрессии позднетриасового моря и, видимо, в отличие от мономорфных собратьев приспособились к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни (рис. 179). Филлоцератиды являются потомками цератитов. Двураздельность седел отряда Phylloceratida возникла не в результате деления седла, а за счет смещения вверх вторичного бокового зубца. Поэтому седла филлоцератид не являются истинно рассеченными — аммонитовыми. В позднем триасе от филлоцератид возникли литоцератиды, а в юре — аммонитиды. Все юрские литоцератиды имели раковины мономорфные, в мелу появляются гетероморфы. Последние, видимо, приспособились к бентосному или бентосно-пелагическому образу жизни.

Аммонитиды в юре были представлены мономорфами, гетероморфы достаточно редки. В раннем мелу число и разнообразие гетероморф резко возрастают. Чрезвычайно интересны филогенетические ряды, иллюстрирующие переход от гетероморфных аммоноидей к мономорфным, прослеженный у некоторых ранне-

Рис. 179. Распределение мономорфных и гетероморфных юрско-меловых аммоноидей в различных зонах моря (Westermann, 1990; Догужаева, Михайлова, 1991) На врезке (А, Б) дана реконструкция гетероморфного Ancyloceras (K_1a) и мономорфного Aconeceras (K_1a)

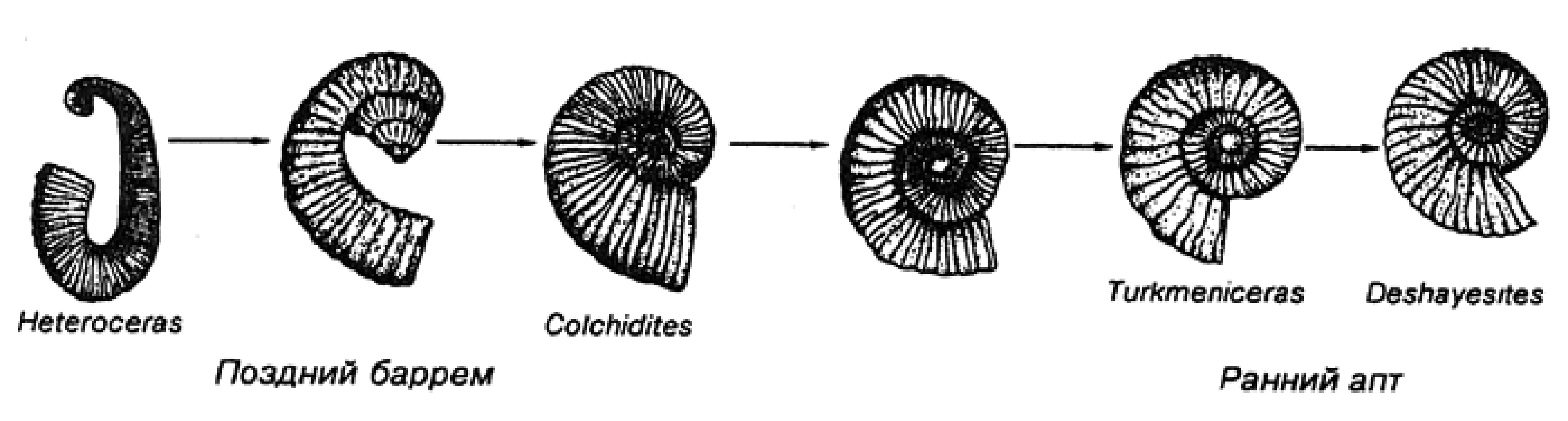


Рис. 180. Эволюционный ряд, отражающий переход от гетероморфных аммонитов к мономорфным (Михайлова, 1983)

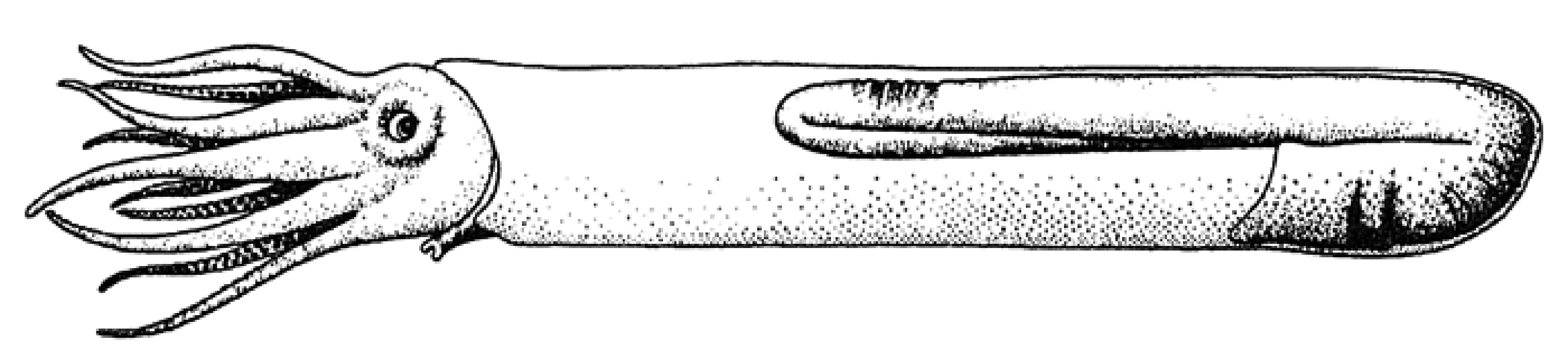


Рис. 181. Гипотетическая реконструкция аптского аммонита Ptychoceras с возможным внутренним положением раковины (ориг. Л.А. Догужаевой)

меловых групп (рис. 180). Не менее удивительной представляется возможность частичного или полного облекания мантией раковины снаружи (рис. 181).

Аммоноидеи имеют важнейшее значение для биостратиграфии. Вследствие их интенсивной эволюции, быстрого расселения из ареала возникновения, независимости от фаций, обусловленной пелагическим образом жизни, именно по аммоноидеям были впервые выделены наиболее дробные подразделения стратиграфической шкалы — зоны.

Подкласс Колеоидеи. Subclassis Coleoidea

(греч. koleos — ножны, футляр)

Высшие головоногие моллюски с хорошо обособленной головой и отлично развитыми органами чувств; имеется 8 или 10 рук, для дыхания служат две жабры, раковина внутренняя, нередко отсутствует или сохраняются ее рудименты. Строение и форма раковины различны. До недавнего времени палеонтологи пользовались для этого подкласса названием Endocochlia — внутреннераковинные, а биологи до сих пор предпочитают название по числу жабр: Dibranchiata — двужаберные. Так как от выделения двух подклассов пришлось отказаться, о чем говорилось ранее, то для рассматриваемого таксона было принято нейтральное название Coleoidea, предлагавшееся еще в прошлом веке. Девон?, карбон — современность.

К этому подклассу принадлежат разнообразные современные осьминоги, каракатицы, кальмары, а также вымершие белемниты, имеющие чрезвычайно важное значение для стратиграфии мезозойских отложений. Названные животные — хищные морские, пелагические, реже ползающие организмы. У них хорошо развита воронка, двусторонне-симметричное тело имеет различную форму. У активных пловцов по бокам удлиненно-заостренного тела располагаются плавники. Наиболее крупные моллюски и вообще беспозвоночные — гигантские кальмары, длина которых с учетом рук достигает 18 м. Среди колеоидей насчитывается три подкласса. Ниже охарактеризованы Belemnoidea, Decabrachia, Octobrachia.

Надотряд Belemnoidea (D?, C–K, ₽?). Вымершие колеоидеи с внутренним опорным скелетом, состоящим из трех частей: ростра, фрагмокона и проостракума. По немногочисленным отпечаткам можно судить о сходстве мягкого тела с современными колеоидеями. В ископаемом состоянии обычно сохраняется ростр, реже фрагмокон и в исключительных случаях проостракум (рис. 182).

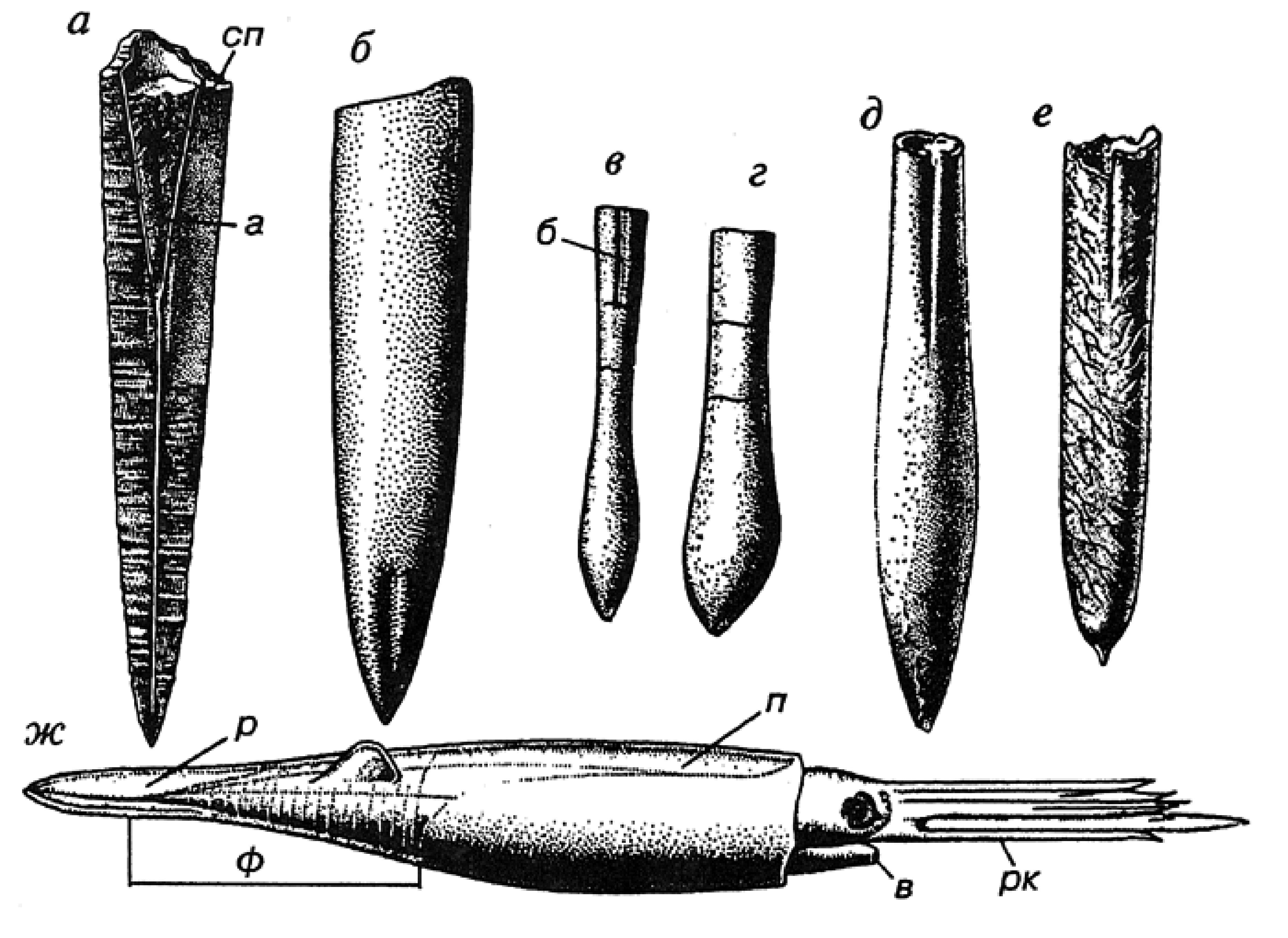


Рис. 182. Отряд Belemnitida (J–K)
а — продольный раскол ростра; *б* — Pachyteuthis (J_2–K_1); *в, г* — Duvalia (J_3–K_1); *д* — Hibolithes (J_2–K_1); *е* — Belemnitella (K_2s–m); *ж* — реконструкция белемнита. а — альвеола, б — борозда, в — воронка, п — проостракум, р — ростр, рк — руки, сп — спайка, ф — фрагмокон

Ростр — основная часть внутреннего скелета белемнитов — представлял собой массивное цилиндрическое, субцилиндрическое или коническое образование. По отношению к внутренним органам заостренный суженный конец является задним, а расширенный — передним. Форма и размеры ростра — основного опорного образования белемнитов — позволяют судить о форме тела животного. Видимо, оно приближалось к таковому у кальмаров.

Слои кальцита, слагающие ростр, отлагались внутренней поверхностью мантии. В их расположении на поперечном разрезе видны концентрические линии нарастания, продольный разрез отражает изменение формы ростра в онтогенезе. На поверхности ростра можно наблюдать отпечатки кровеносных сосудов, что подтверждает его внутреннее положение. Наблюдаются также борозды различные по количеству, положению, глубине и протяженности.

Фрагмокон являлся камерной частью скелета белемнитов. Он имеет коническую форму и состоит из камер, разделенных между собой перегородками и пронизанных сифоном, прилежащим к брюшной стороне. Первая камера — протоконх — имела шаро-

видную форму. Фрагмокон располагался в альвеоле — углублении на переднем конце ростра. На продольном расколе ростра (в плоскости симметрии вдоль брюшной стороны) рядом с альвеолой может наблюдаться гладкая поверхность — спайка, легко отличающаяся от остальной части скола. Иногда от переднего конца ростра протягивается брюшная щель, достигающая альвеолы, из-за чего она получила название «альвеолярная щель». Поверхность альвеолярной щели чаще всего белесая, шероховатая. По строению фрагмокон белемнитов соответствует раковине рассмотренных выше подклассов головоногих. Его строение близко таковому у бактритоидей (сферический протоконх и краевой сифон), которые считаются предками колеоидей. Проостракум представлял тонкую пластинку, являющуюся продолжением спинной стороны фрагмокона и из-за своей хрупкости крайне редко сохраняющуюся в ископаемом состоянии.

Уникальные находки, вероятно, белемнитов известны из девона; в каменноугольных отложениях найдены достоверные белемниты, а с юры до мела они были постоянными компонентами морских сообществ. Расцвет белемнитов приходится на юрский и меловой периоды, их последние представители, вероятно, дожили до палеогена. При расчленении юрских и меловых отложений по смене комплексов белемнитов возможно выделение очень дробных, иногда зональных подразделений.

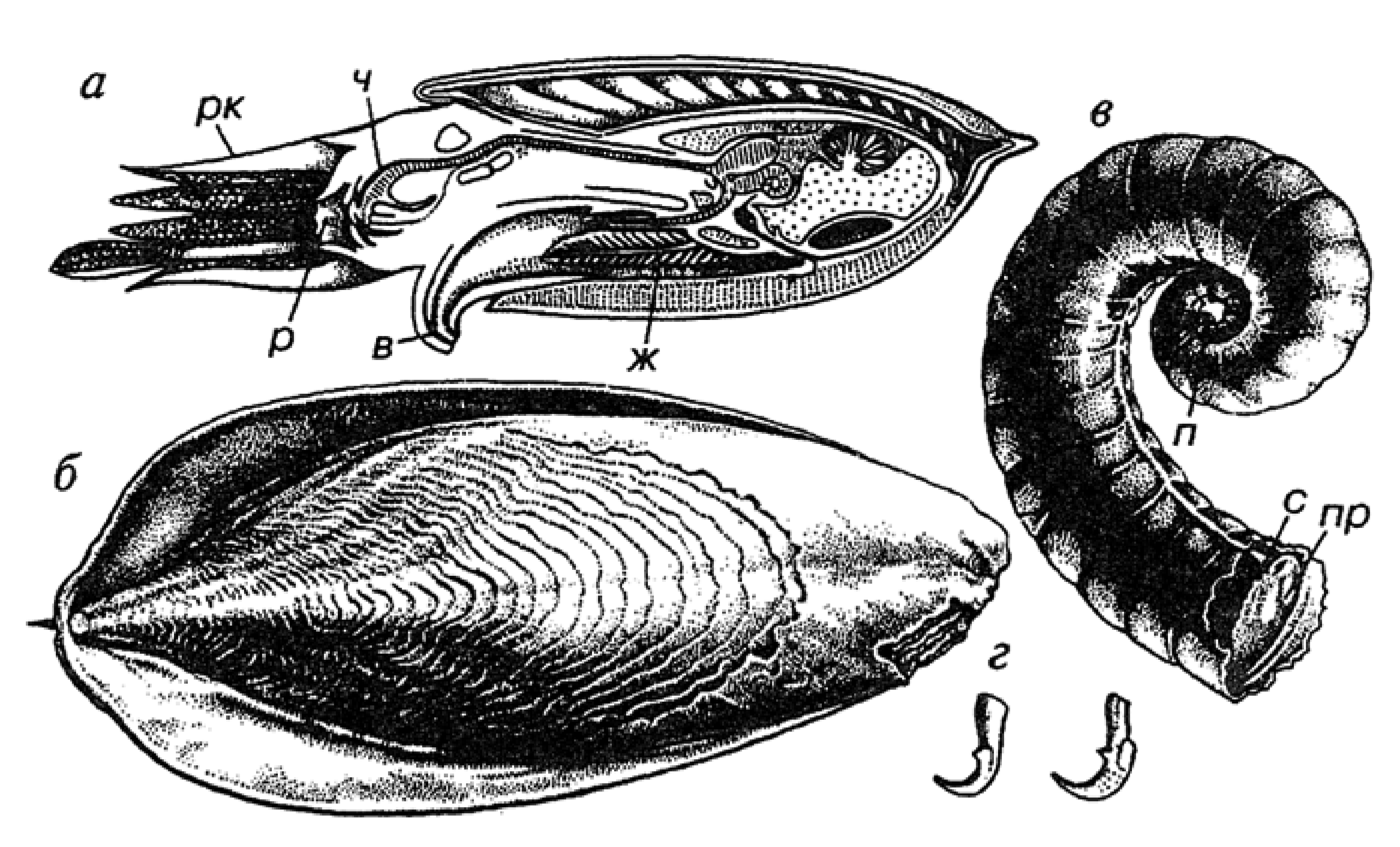


Рис. 183. Современные Coleoidea

а, б — Sepia: *а* — продольный разрез, *б* — сепион; *в* — Spirula, раковина; *г* — крючочки рук ископаемых кальмаров. в — воронка, ж — жабры, п — протоконх, пр — перегородка, р — рот, рк — руки, с — сифон, ч — челюсти

Надотряд Decabrachia (J–Q). Преимущественно нектонные колеоидеи с десятью руками, две ловчие руки значительно длиннее остальных. Форма тела, как правило, вытянутая. Раковина устроена различно. У кальмаров имеется тонкая пластинка — гладиус, — соответствующая проостракуму белемнитов. У каракатиц, или сепий, на спинной стороне располагается удлиненно-овальная известковая пластинка — сепион, — соответствующая фрагмокону и рудиментам роста белемнитов (рис. 183). Внутренняя раковина спирулы представляет собой спирально свернутую трубку, начинающуюся шарообразным протоконхом и разделенную на камеры, через которые проходит сифон.

Надотряд Octobrachia (K–Q). Колеоидеи с восемью руками. Это преимущественно донные животные, у которых отсутствует скелет (за исключением выводковых раковин самок аргонавтов).

Класс Тентакулиты. Classis Tentaculita

(лат. tentaculum — щупальце)

Вымершие морские организмы, обычно имевшие маленькие (от 2–5 до 30 мм) известковые раковины (рис. 184). Поверхность нередко с поперечной скульптурой в виде ребер и пережимов, изредка гладкая. Раковина разделена перегородками на камеры либо полая. Сифон у тентакулитов отсутствовал, и камеры, в отличие от камер головоногих моллюсков, не сообщались между собой.

Тентакулиты существовали с силура по пермь. Формы с «воздушными камерами», видимо, вели пелагический образ жизни. Они встречаются в различных литологических типах пород и нередко образуют массовые скопления. Некоторые тентакулиты с

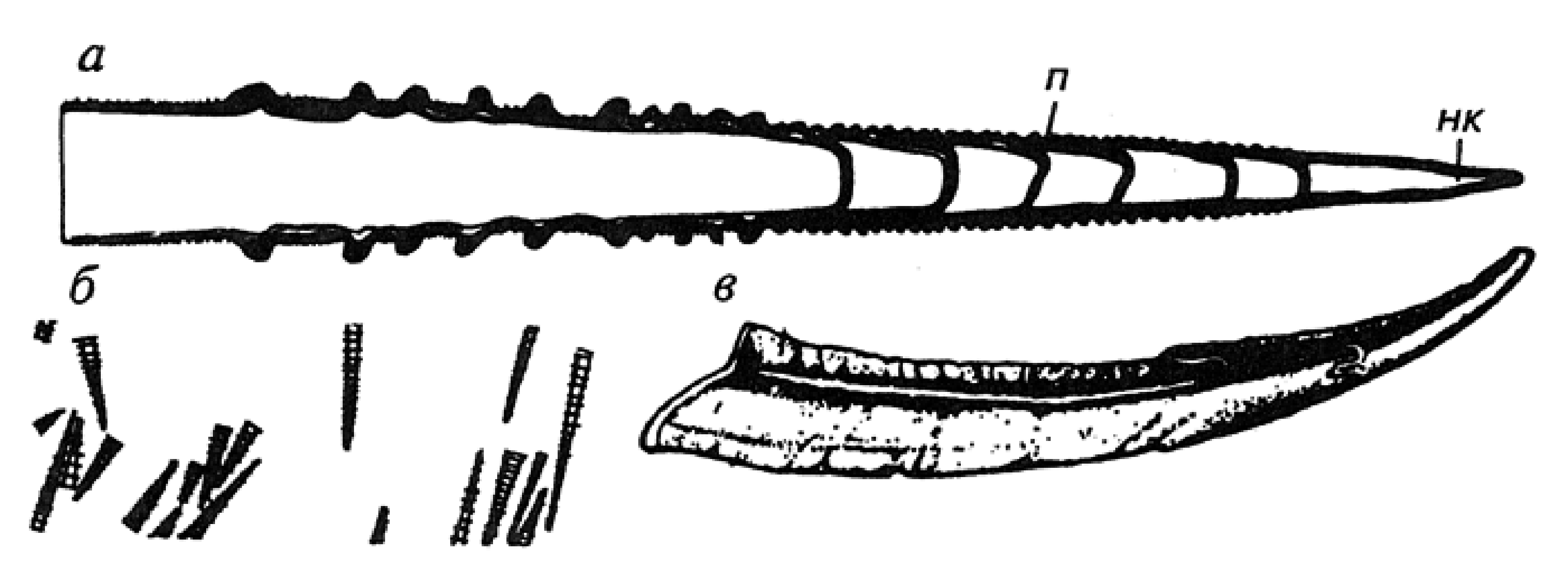


Рис. 184. Классы Tentaculita (S–P) и Hyolitha (Є–P)
а, б — Tentaculites (S–D): *а* — продольный разрез, *б* — ориентировка раковин на поверхности породы; *в* — Hyolithes (O–S), внешний вид. нк — начальная камера, п — перегородки

тонкостенными раковинами, не имевшие перегородок, вероятно, могли частично погружаться в грунт. Положение тентакулитов в системе царства животных дискуссионно, так как отсутствуют данные о строении мягкого тела. Их сближают с конулятами, хиолитами, но чаще всего высказывается мысль о их близости к моллюскам. Одни исследователи рассматривают тентакулитов в качестве самостоятельного класса, как и принято в учебнике, другие — сближают их с крылоногими гастроподами.

Класс Хиолиты. Classis Hyolitha

(греч. hyos — побег; lithos — камень)

Вымершие организмы, условно относимые к типу моллюсков. От них сохранились двусторонне-симметричные известковые раковины конической формы с уплощенной брюшной и выпуклой спинной стороной (см. рис. 184). Устье закрывалось крышечкой, на внутренней стороне которой имеются многочисленные отпечатки мускулов и различные отростки. Хиолитов иногда относят к кольчатым червям, крылоногим гастроподам, головоногим моллюскам, иногда выделяют в самостоятельный тип. Кембрий — пермь.

ТИП МШАНКИ. PHYLUM BRYOZOA

(греч. bryon — мох; zoa — животные)

К типу мшанок относятся колониальные животные, широко встречающиеся в нормально-морских, солоноватых и пресных водоемах. Известно около 10 000 видов, из них более половины составляют ископаемые. Колония мшанок состоит из многочисленных обычно полиморфных зооидов, выполняющих различные функции. Размеры зооидов микроскопические, как правило, менее 1 мм, размеры колоний до 10 см. Мшанки наряду с червями, членистоногими и моллюсками являются трехслойными первичноротыми животными. Вместе с тем строение их внутренних органов отражает чрезвычайную простоту организации, что обусловлено колониальным образом жизни.

Колонии мшанок достаточно разнообразны: они бывают кустистые, массивные, сетчатые и инкрустирующие обрастающие (рис. 185). Среди кустистых колоний встречаются дихотомически ветвящиеся, лепешковидные, полусферические, желваковидные, цилиндрические и прочие формы. Сетчатые колонии имеют веерообразную, бокаловидную, спиральную и иную форму. Зооиды, составляющие колонию, подразделяются на автозооиды (нормальные

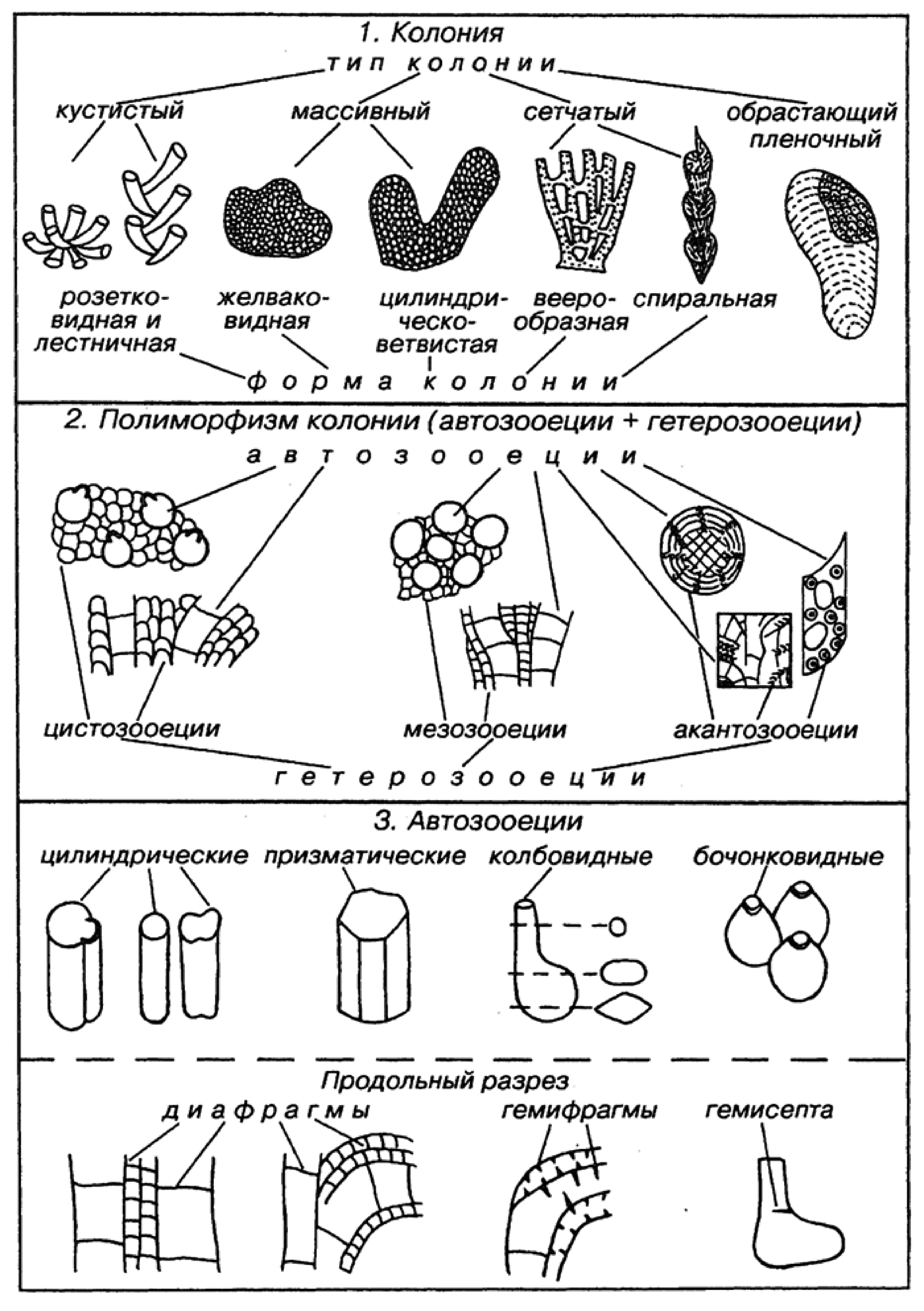


Рис. 185. Основные морфологические признаки мшанок

особи) и гетерозооиды (измененные специализированные особи), выполняющие различные функции. Скелеты автозооидов называются автозооеции, а скелеты гетерозооидов — гетерозооеции.

Автозооиды выполняют функцию питания, а иногда и полового размножения. Их мягкое тело, или полипид, имеет туловищный и щупальцевый отделы. Ротовое отверстие окружено венчиком щупалец, которые могут располагаться на специальном возвышении (лофофор). Пищеварительный тракт U-образно изогнут и прикреплен к автозооецию с помощью пучка мускулов. Анальное отверстие находится за пределами венчика щупалец. У некоторых мшанок имеется так называемый компенсационный мешок, который с помощью системы мускулов может растягиваться или сжиматься. Это приводит к выталкиванию щупалец наружу или втягиванию их внутрь. Остальное пространство ячейки-автозооеция заполнено жидкостью.

Автозооеции имеют следующую форму: цилиндрическую, призматическую, колбовидную, бочонковидную. Поперечные сечения автозооециев разнообразные: округлые, овальные, щелевидные, многоугольные, полукруглые; они могут изменяться в пределах одного и того же автозооеция (см. рис. 185). Полости автозооециев пересечены многочисленными горизонтальными пластинами — диафрагмами. У колбовидных форм автозооеции с одной неполной горизонтальной пластинкой — гемисептой.

Среди ископаемых гетерозооеций выделяют: мезозооеции, акантозооеции, цистозооеции, гонозооеции, кенозооеции, эксилязооеции и т.д. Мезозооеции — мелкие многоугольные ячейки, находящиеся среди более крупных автозооеций. Они пересечены диафрагмами, расположенными более часто, чем у автозооеций. Акантозооеции — мелкие шиповатые образования — располагаются как в стенках автозооеций, так и за их пределами (? аналоги вибракуляриев современных мшанок). Цистозооеции — вертикальные ряды пузыревидных образований. Гонозооеции — вместилища для гонозооидов, выполняющих функцию полового размножения (см. рис. 185). Кенозооеции — скелеты кенозооидов, представленные отростками различной формы и положения в колонии. Они осуществляют функцию прикрепления, опоры, защиты. Эксилязооеции — мелкие призматические трубки, в отличие от мезозооеций не имевшие диафрагм. Современные аналоги неизвестны. Капилляры — мельчайшие микроскопические трубочки; их современными аналогами являются нанозооеции (карликовые зооиды).

Мшанки ведут прикрепленный образ жизни, за исключением нескольких форм, ползающих по субстрату. У этих мшанок имеется общая мускулистая подошва, за счет волнообразного сокращения которой они перемещаются по дну. Мшанки образуют мшанковые известняки и мшанковые рифы. Время существования ордовик — ныне.

Класс Покрытоpотые. Classis Phylactolaemata

(греч. phylactos — защищенный; laimos — глотка)

Пресноводные мшанки, у которых щупальца располагаются на подковообразном возвышении, а ротовое отверстие прикрыто специальным выростом (эпистом), что и определило название класса. В колонии помимо нормальных питающих особей могут наблюдаться только особи размножения (гонозооиды). Покрыторотые мшанки не имеют минерального скелета и не сохраняются в ископаемом состоянии.

Класс Голоротые. Classis Gymnolaemata

(греч. gymnos — голый; laimos — глотка)

К этому классу принадлежит большинство ныне живущих и все вымершие мшанки. Венчик щупалец располагается вокруг рта по окружности, а ротовое отверстие не прикрыто эпистомом. Колонии имеют различную степень полиморфизма. Скелет преимущественно минеральный — известковый. Современные формы обитают в морских водоемах различной солености на всех широтах и глубинах. Ископаемые известны начиная с ордовика.

Тип колонии и строение ее компонентов положены в основу выделения подклассов и отрядов. Класс Gymnolaemata разделяется на два подкласса: Stenolaemata — узкоглоточные и Eurystomata — широкополостные. Для подкласса Stenolaemata характерны удлиненные узкие автозооеции цилиндрической, призматической или колбовидной формы; устье конечное — терминальное. Для подкласса Eurystomata характерны укороченные автозооеции бочонко-, яйце- или коробочковидной формы; устье фронтальное, приближено к переднему краю автозооециев. Ниже рассмотрены пять отрядов. Отряды Tubuliporida (O–Q), Cystoporida (O–P), Trepostomida (O–T), Cryptostomida (O_2–P), Fenestellida (O_2–P) относятся к первому подклассу, отряд Cheilostomida (J–Q) — ко второму.

Отряд Tubuliporida (= Cyclostomida) (O–Q). Колонии кустистые, стелющиеся по субстрату, обычно дихотомически ветвящиеся, состоящие из автозооеций, реже присутствуют гонозооеции и кенозооеции (рис. 186). От тубулипорид возникли цистопориды, криптостомиды и трепостомиды, характерные именно для палеозоя.

Отряд Cystoporida (O–P). Колонии массивные от корковидной до желваковидной и ветвистой формы, состоящие из цилиндрических автозооеций с круглым сечением (нередко наблюдаются утолщения — лунарии) (см. рис. 186) и цистозооеций, заполняющих пространство между автозооециями.

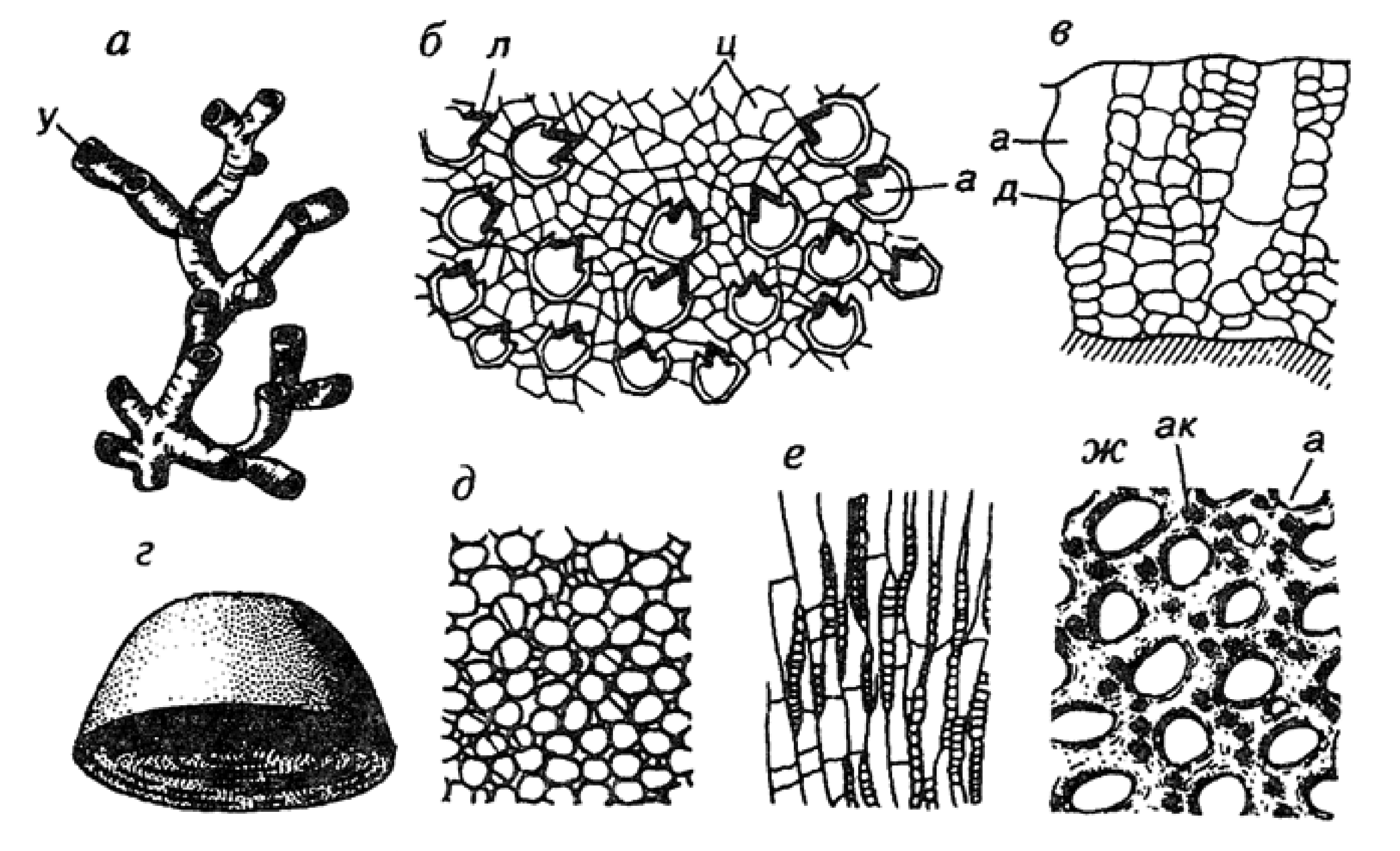


Рис. 186. Класс Gymnolaemata (O–Q)

а — отряд Tubuliporida(O–Q), род Stomatopora(J–Q); *б, в* — отряд Cystoporida (O–P), род Fistulipora s.lato (S–P): *б* — поперечное, *в* — продольное сечения; *г–ж* — отряд Trepostomida(O–T): *г–е* — род Diplotrypa(O), *г* — общий вид, *д* — поперечное, *е* — продольное сечения; *ж* — Tabulipora (D–P), тангенциальное сечение. а — автозооеции, ак — акантозооеции, д — диафрагмы, л — лунарии, у — круглые конечные устья, ц — цистозооеции

Отряд Trepostomida (O–T). Колонии массивные различной формы — от полусферической до цилиндрической и ветвистой. Автозооеции от призматических до цилиндрических, ориентированные в начальной и осевой частях колонии вертикально, а по периферии косо отгибающиеся в стороны. С этим связано название Trepostomida — повернуторотые. Разнообразные гетерозооеции представлены мезозооециями, эксилязооециями и акантозооециями (см. рис. 186). Немногочисленные мезозооеции и эксилязооеции располагались между автозооециями; иногда они отсутствовали. Преимущественно к стенкам автозооеций и мезозооеций приурочены акантозооеции. Горизонтальные диафрагмы более часты в мезозооециях и более редки в автозооециях; в эксилязооециях диафрагмы отсутствовали.

В колонии трептостомид выделяются две зоны: зрелая и незрелая. В незрелой зоне автозооеции и мезозооеции ориентированы вертикально, они тонкостенные, диафрагмы единичные и расположены редко. В зрелой зоне автозооеции и мезозооеции отгибались к периферии, стенки становились толстыми, а диафрагмы частыми. По периферии автозооеций внутри них развивались пузырчатые образования — цистифрагмы.

Отряд Cryptostomida (O_2–P). Колонии пластинчатые ланцетовидной и разветвленной формы или сетчатые с волнисто изгибающимися прутьями. Колонии двуслойно-симметричные, т.е. автозооеции ориентированы в обе стороны от срединной пластины. Автозооеции удлиненно-трубчатые и в разной степени коленчато-изогнутые; они открываются наружу овальными отверстиями, образующими продольно-диагональные ряды. Между автозооециями развиты мелкие призматические трубочки — метазооеции.

Отряд Fenestellida (O_2–P). Колонии сетчатые, образованные прямыми реже волнисто изгибающимися прутьями и перекладинами между ними, еще реже перистые. В отличие от отряда криптостомид колонии фенестеллид однослойные, т.е. автозооеции ориентированы устьями только в одну сторону, где открываются круглыми отверстиями (рис. 187). Автозооеции грушеобразной или колбовидной формы. Кроме них имеются кенозооеции, капилляры и овицеллы (выводковые камеры). Кенозооеции имеют вид шипиков и крючочков. Начиная с силура фенестеллиды становятся породо- и рифообразующими организмами.

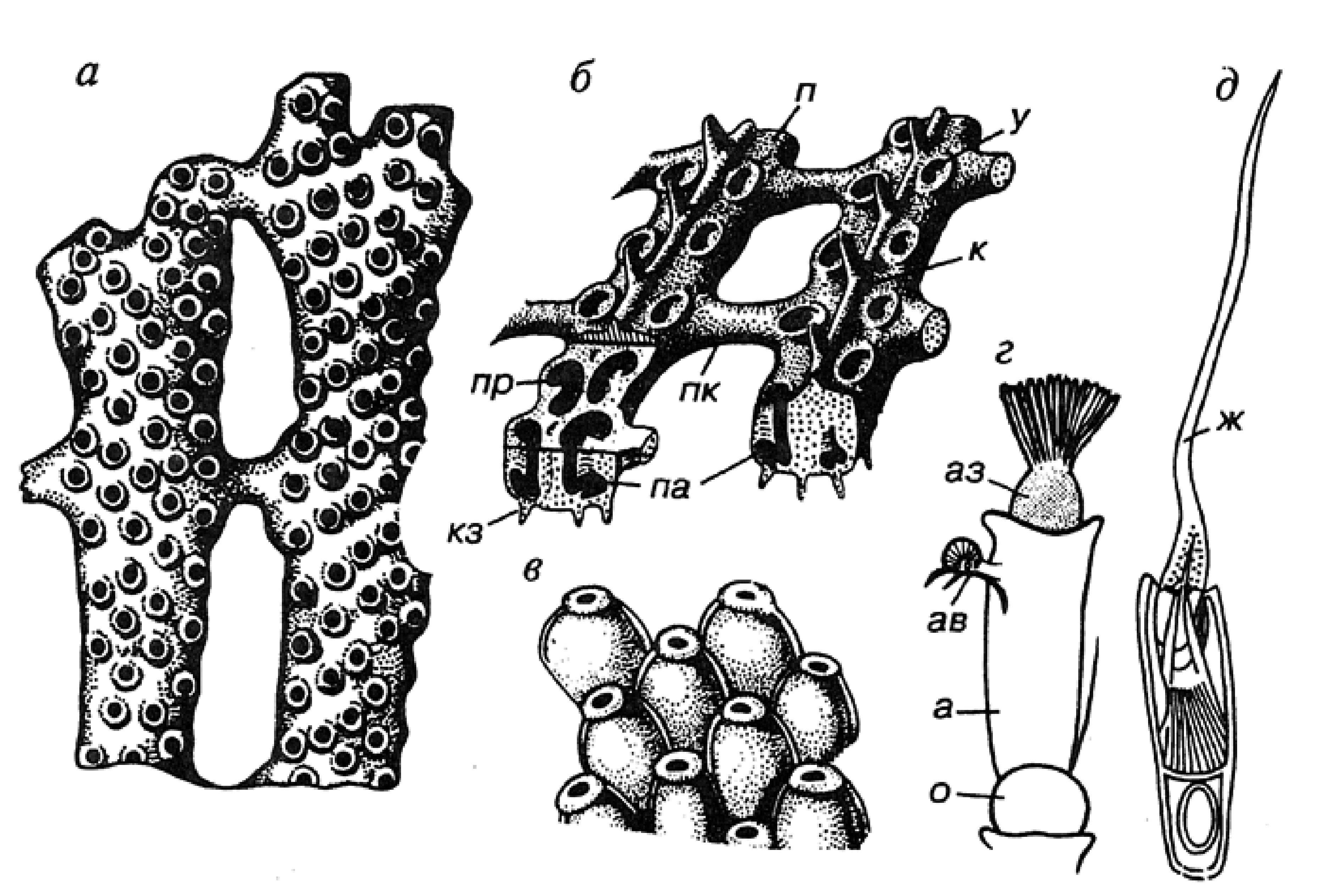


Рис. 187. Класс Gymnolaemata (O–Q)

а, *б* — отряд Fenestellida (O_2–P): *а* — Polypora (S–P), внешний вид колонии, *б* — схема строения сетчатой колонии рода Fenestella (S–P); *в*–*д* — отряд Cheilostomida (J–Q): *в* — фрагмент колонии, сильно увел., *г* — схема соотношения автозооидов и гетерозооидов у современных мшанок, *д* — вибракулярий. а — автозооеции, ав — авикулярий, аз — автозооиды, ж — жгутик, к — киль, кз — кенозооеции, о — овицелла, п — прутья, па — продольный разрез автозооециев, пк — перекладины, пр — поперечный разрез автозооециев, у — устья

Отряд Cheilostomida (J–Q). Высокоорганизованные морские мшанки, широко представленные в современных морских бассейнах и определяющие облик мшанок кайнозоя. Предлагают разделять этот отряд на несколько самостоятельных. Колонии пленочные, чаще всего обрастающие или тонкие листовидные, приподнятые над субстратом (см. рис. 185). Скелет состоит из автозооеций бочонко-, яйце- и коробочковидной формы и различных гетерозооеций (см. рис. 187). Вокруг устья автозооеция имеется ободок — губа, с чем связано название Cheilostomida — губоротые. Гетерозооиды представлены авикуляриями, вибракуляриями, кенозооидами и др. Одним из существенных признаков является наличие или отсутствие компенсационного мешка. Хейлостомиды принадлежат рифообразующим организмам; сложенные ими мембранипоровые рифы были широко распространены в неогене Подолии, Молдавии и Керченского полуострова.

ПОДРАЗДЕЛ ВТОРИЧНОРОТЫЕ. SUBDIVISIO DEUTEROSTOMIA

(греч. deuteros — второй, вторичный; stoma — рот)

Трехслойные животные, у которых бластопор зародыша замыкается и ротовое отверстие взрослого животного возникает на другом месте (см. рис. 78), т.е. положение ротового отверстия на эмбриональной и постэмбриональной стадиях не совпадает. Мезодерма закладывается энтероцельным путем. Скелет обычно внутренний. Ниже рассмотрены пять типов: брахиоподы, иглокожие, полухордовые и хордовые. Первый тип отнесен к вторичноротым по способу закладки мезодермы, хотя у него сохраняется первичное положение ротового отверстия.

ТИП БРАХИОПОДЫ. PHYLUM BRACHIOPODA

(греч. brachis — плечо; pous, podos — нога)

Одиночные донные животные, обитающие в морских и редко в солоноватоводных бассейнах. Раковина, подобно раковине двустворчатых моллюсков, состоит из двух створок, но плоскость симметрии проходит не между створками, а через макушки створок. Размеры раковин изменяются от 0,1 до 40 см в длину, средние размеры 3–5 см. Брахиоподы известны начиная с кембрия и по настоящее время. Число вымерших видов (свыше 10 000) многократно превышает число современных (около 300).

Полость раковины разделена поперечной перегородкой — диафрагмой — на две резко неравные части: бóльшую переднюю и меньшую заднюю (рис. 188). Передняя часть раковины выстлана складками мантии и поэтому называется мантийной полостью.

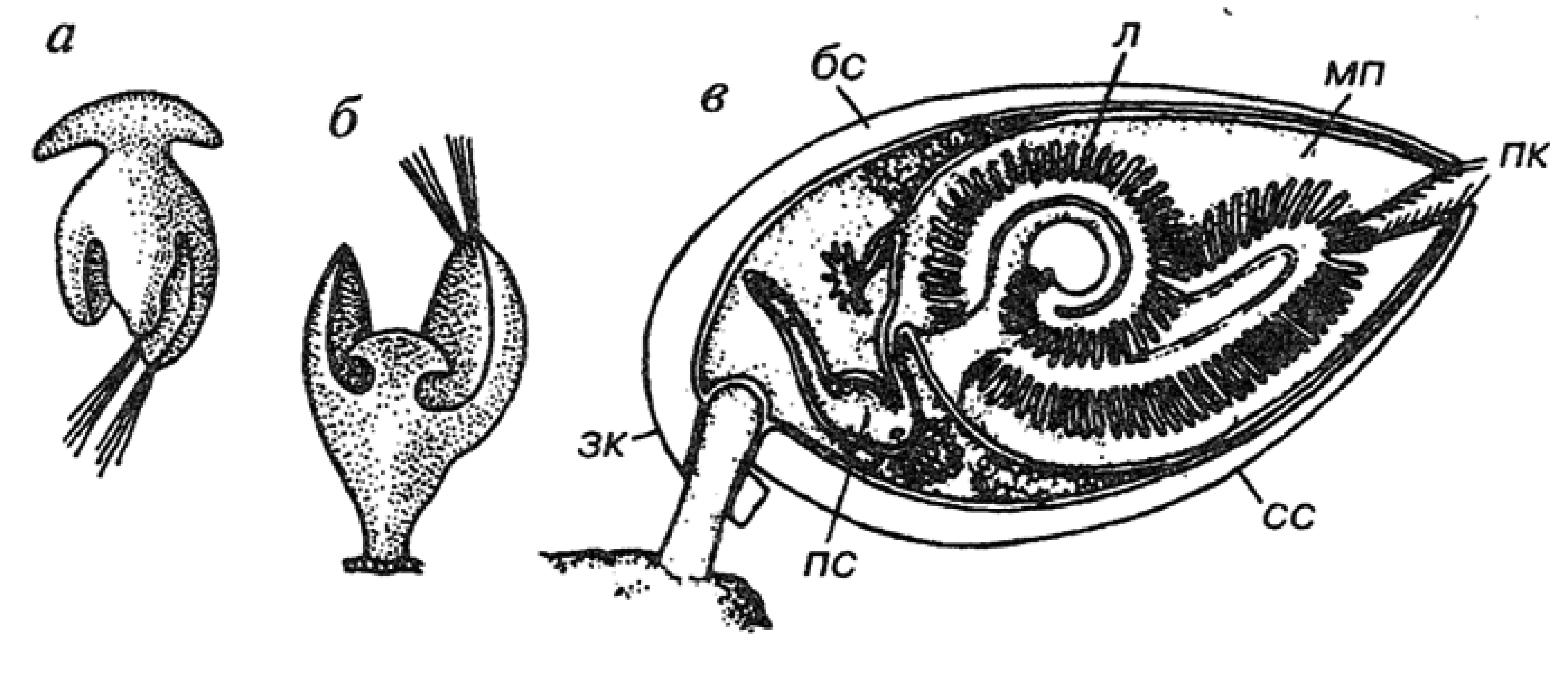


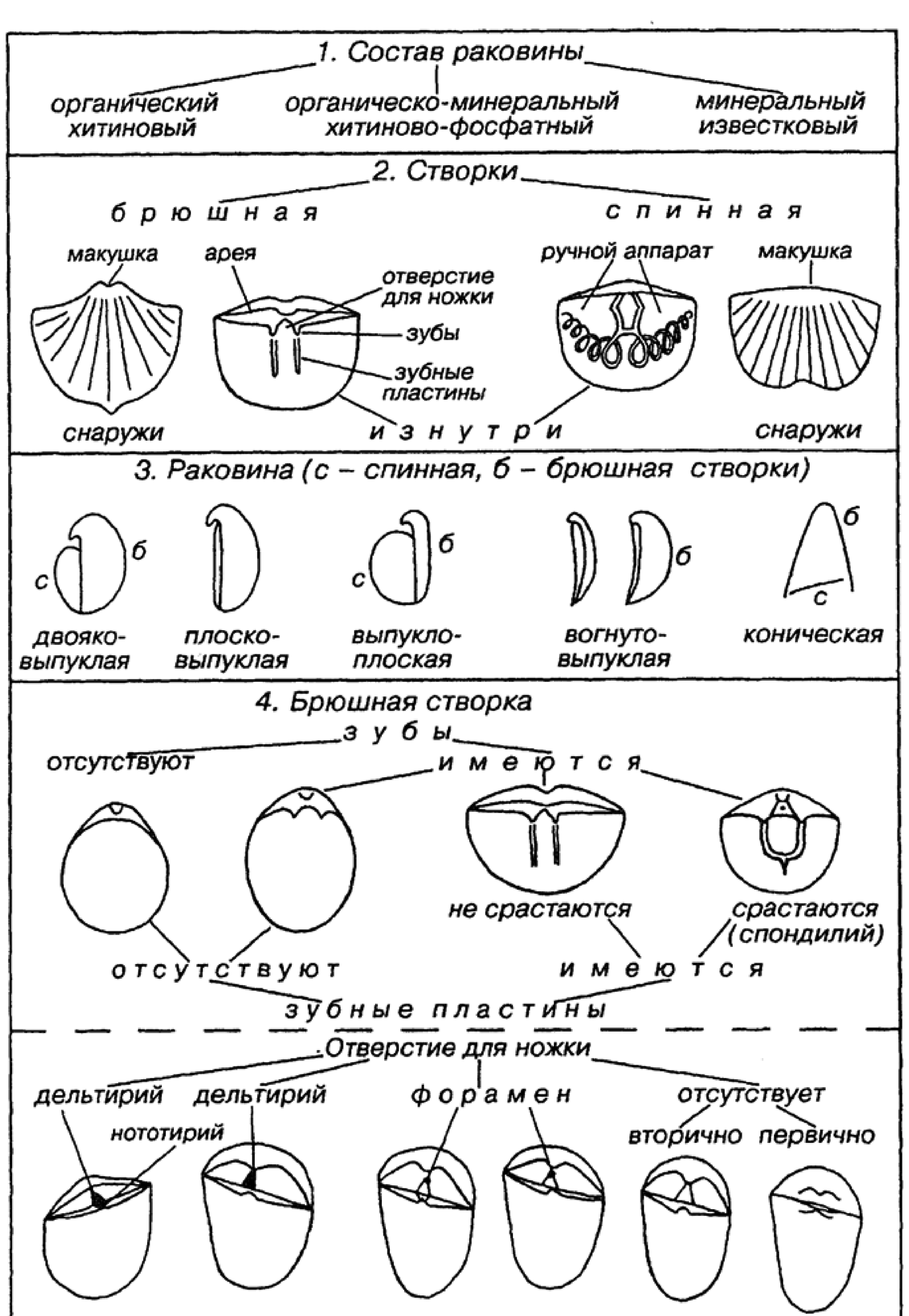
Рис. 188. Тип Brachiopoda (Є–Q)
а, *б* — стадии эмбрионального развития; *в* — продольный разрез раковины и мягкого тела. бс — брюшная створка, зк — задний край, л — лофофор, мп — мантийная полость, пк — передний край, пс — пищеварительная система, сс — спинная створка

В ней находятся две спирально свернутые руки с ресничками, которые соответствуют лофофору мшанок. На этом основании многие зоологи нередко объединяют брахиопод и мшанок в единый тип — Tentaculata — щупальценосцы. У основания рук в диафрагме расположено ротовое отверстие, к которому вместе с током воды поступает пища. Поэтому брахиоподы, подобно двустворкам, являются фильтраторами. У большинства брахиопод пищеварительная система оканчивается слепо, у меньшинства имеется анальное отверстие. Хорошо развита мускульная система; с помощью мускулов происходит открывание и закрывание створок, а иногда и смещение их относительно друг друга. От задней части тела отходит ножка, с помощью которой брахиоподы прикрепляются к субстрату; иногда ножка отсутствует. В исключительных случаях она резко удлиняется и осуществляет функцию зарывания в грунт.

Эмбриональное развитие протекает следующим образом. Вышедшая из яйца личинка подразделяется на три отдела: головной, туловищный, снабженный ресничками, и стебельковый. По краям туловищного отдела формируются две лопасти мантии. Оседание на дно и прикрепление к нему либо сопровождается вздыманием лопастей мантии на 180°, либо не сопровождается таковым (см. рис. 188).

Раковина имеет известковый, реже хитиновый и хитиново-фосфатный состав. Как сказано выше, она состоит из двух створок — брюшной и спинной. Наружная поверхность раковины гладкая или с различной скульптурой. Брюшная створка, как правило, крупнее спинной, в ней под макушкой располагается треугольное

(дельтирий) или круглое (форамен) отверстие для ножки (рис. 189). На смычном крае рядом с отверстием для ножки выступают два зуба. Под ними могут наблюдаться две зубные пластины различной длины. У некоторых брахиопод зубные пластины срастаются



вместе, образуя спондилий; от него отходит срединная септа (= брюшная перегородка). Под макушкой брюшной створки может обособляться плоская треугольная площадка — арея. На спинной

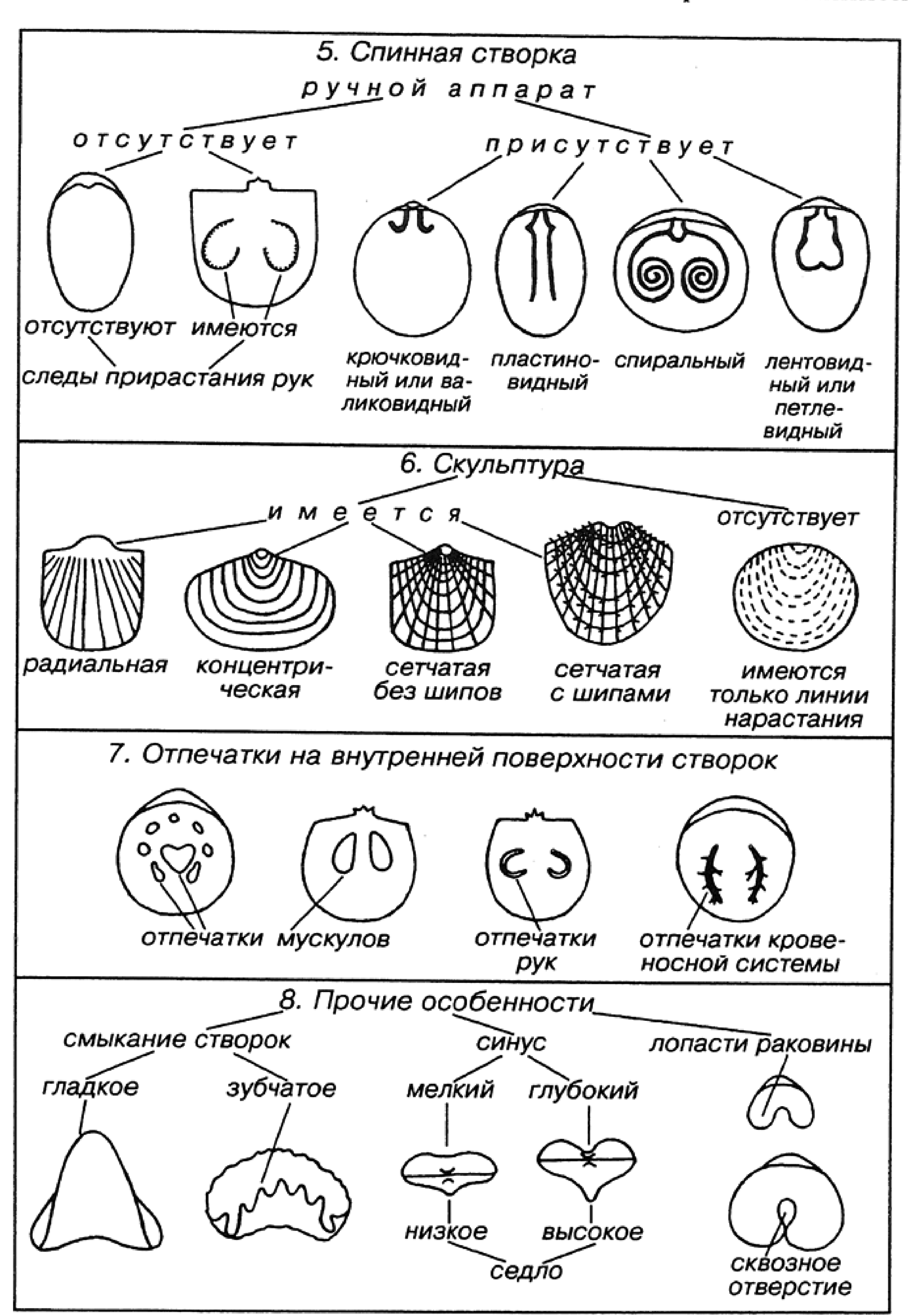


Рис. 189. Основные морфологические признаки замковых брахиопод

створке арея и отверстие для ножки присутствуют в исключительных случаях. На спинной створке у многих брахиопод имелся ручной аппарат, к которому прикреплялись мягкие руки. На смычном крае этой створки обычно наблюдается замочный отросток, а также две ямки, куда входят зубы брюшной створки (= замок), благодаря чему осуществляется жесткое крепление створок.

Наличие или отсутствие замка и ручного аппарата в сочетании с другими признаками положено в основу разделения брахиопод на два класса: беззамковые (Є–Q) и замковые (Є–Q). Эмбриональное развитие современных форм проходит по четырем различным направлениям, что делает дискуссионным объединение брахиопод в один тип и тем более деление его на два класса.

Класс Беззамковые. Classis Inarticulata

(лат. in — отрицание; articulus — сочленение)

У беззамковых брахиопод отсутствуют ручной аппарат, зубы и зубные пластинки; состав раковины органический (хитино-протеиновый), органически-фосфатный или известковый; отверстие для ножки преимущественно отсутствует, а ножка обычно выходит между створками, иногда образуя на них желобок; имеется сложная система отпечатков мускулов, кровеносной и половой систем; пищеварительная система сквозная, присутствует анальное отверстие; в эмбриогенезе не прослеживается разворот мантии и раковинка присутствует уже на стадии планктонной личинки.

Створки по размерам от почти равных до резко неравных. Их форма разнообразна: округло-линзовидная, удлиненно-язычковая, округло-четырехугольная, низкоконическая. Наружная поверхность гладкая, реже различно скульптированная.

На внутренней поверхности створок наблюдаются округлые или овальные отпечатки мускулов, открывающих и закрывающих створки, смещающих их относительно друг друга либо управляющих ногой. Другая часть отпечатков из разветвленных желобков и валиков относится к кровеносной системе; обычно их называют системой мантийных каналов. Третья группа отпечатков, по-видимому, связана с половой системой. Это удлиненные крупные желобки и валики, приуроченные к средней части переднего края раковины.

Органически-фосфатные раковины двухслойные: наружный органический слой состоит из прослоек хитина и протеина, а внутренний — сложен фосфатом кальция или чередованием прослоев органического вещества и фосфата кальция. Известковые раковины могут быть одно- и трехслойными.

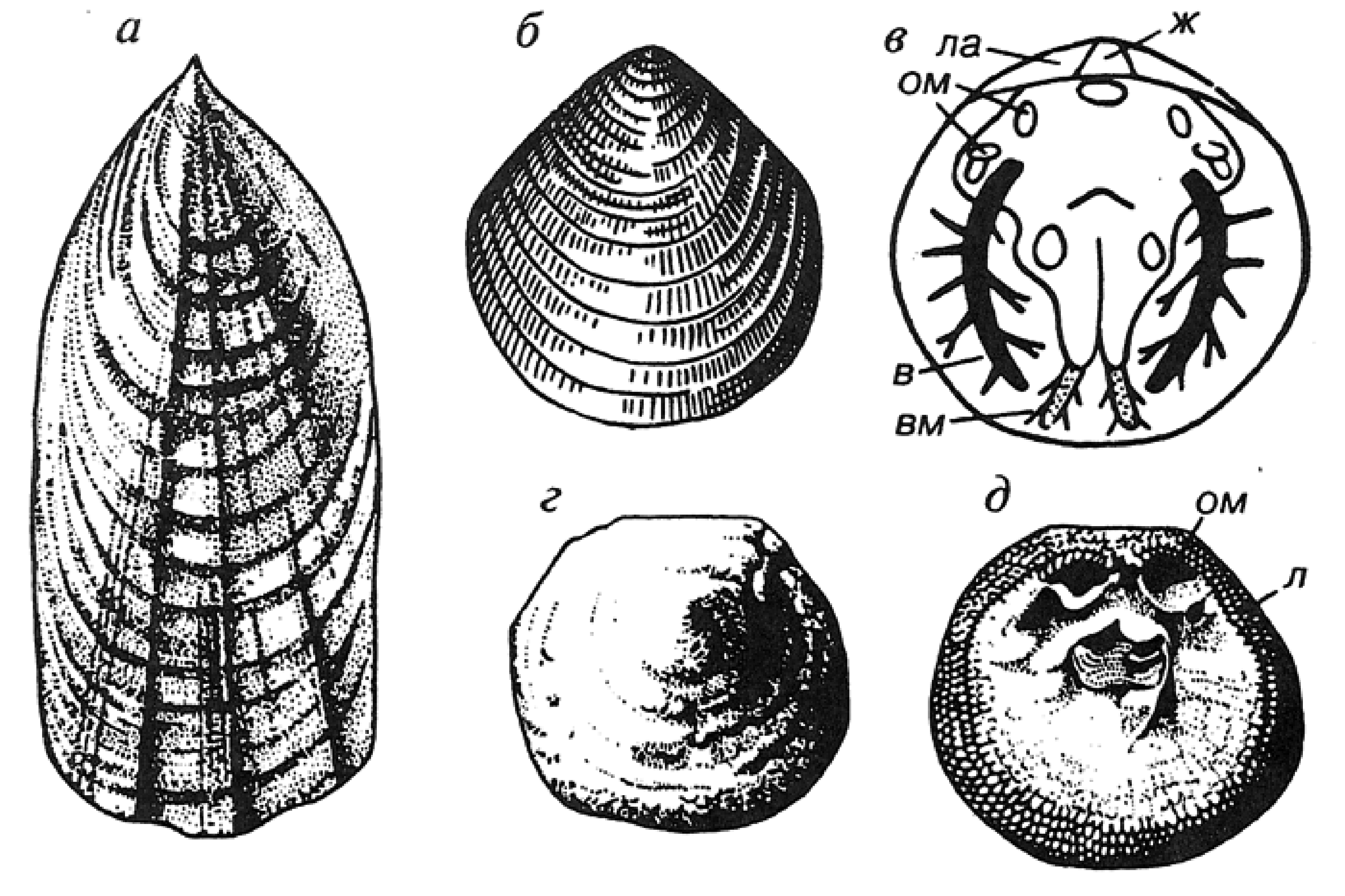


Рис. 190. Отряды Lingulida (Є–Q) и Craniida (O–Q)
а — Lingula (S–Q); *б, в* — Obolus ($Є_2$–O_1): *б* — внешний вид, *в* — брюшная створка изнутри; *г, д* — Crania (K–Q): *г* — спинная створка снаружи, *д* — брюшная створка изнутри. в — отпечатки кровеносной системы, вм — отпечатки половой системы, ж — желобок для ножки, л — лимб, ла — ложная арея, ом — отпечатки мускулов

Сравнительно-морфологические и биохимические исследования беззамковых брахиопод выявили необходимость подразделения этого класса на два подкласса: Lingulata и Craniata, включающие несколько отрядов. У первого из них раковина хитиново-фосфатная и имеется ножка, у второго раковина известковая, а ножка отсутствует.

Наибольшее стратиграфическое значение беззамковые брахиоподы имеют для кембрия и ордовика, в целом класс существует с кембрия по настоящее время. Ниже рассмотрены два наиболее известных отряда: Lingulida (Є–Q) и Craniida (O–Q).

Отряд Lingulida (Є–Q). Раковина хитиновая или хитиново-фосфатная удлиненно-язычковидной или округло-линзовидной формы (рис. 190). Створки равных или почти равных размеров, гладкие или с тонкими концентрическими и радиальными струйками. Сложная мускульная система, насчитывающая до шести пар мускулов, служит для открывания и закрывания раковины и для смещения створок относительно друг друга. В примакушечной части может присутствовать желобок для выхода ножки. Лингулиды прикрепляются к дну либо с помощью ножки зарываются в грунт и перемещаются в нем. Скопления раковинок рода Obolus

привело к образованию оболовых песков и песчаников, которые в Эстонии используются для добычи фосфатных удобрений.

Отряд Craniida (O–Q). Створки округло-четырехугольной формы (см. рис. 190). Раковина неравностворчатая, спинная створка низкоконическая, более выпуклая, чем брюшная. Отпечатки мускулов создают характерный рисунок, напоминающий череп, что и определило название отряда. На внутренней поверхности вдоль края створок имеется уплощенная полоса — лимб. Ножка отсутствует, краниды цементируются к дну макушкой брюшной створки.

Класс Замковые. Classis Articulata

(лат. articulus — сочленение)

У класса замковых брахиопод (см. рис. 189) различно развиты зубы, зубные пластины, иногда срастающиеся в спондилий; как правило, присутствует ручной аппарат; раковина известковая; обычно имеется ножка, которая выходит через специальное отверстие (форамен или дельтирий); система отпечатков мускулов, кровеносной и половой систем более проста, чем у беззамковых брахиопод; пищеварительная система заканчивается слепо, анальное отверстие отсутствует; эмбриональное развитие сопровождается поворотом мантии на 180°, а образование раковинки начинается после оседания личинки на дно.

Форма раковины разнообразна: округло-линзовидная, шаровидная, утолщенно-язычковидная, пластинчатая, округленно-треугольная и четырехугольная, полусферическая, чашевидная, коническая (см. рис. 189). Брюшная створка обычно крупнее спинной, с более резко выраженной макушкой. Соотношение створок разнообразное: двояковыпуклое, плосковыпуклое, выпукло-плоское, вогнуто-выпуклое, плосконическое (первая часть слова характеризует спинную створку, вторая — брюшную). Наружная поверхность створок гладкая (есть только линии и морщины роста) или различно скульптированная.

Створки иногда изогнуты в срединной плоскости, образуя синус и седло. *Синус* — прогибание брюшной створки в виде треугольной борозды, расширяющейся от макушки к краю створки (см. рис. 189). *Седло* — соответствующее возвышение спинной створки. Наличие синуса и седла способствовало обособлению трех полузамкнутых токов воды: двух входящих и одного выходящего.

Раковины замковых брахиопод двухслойные: тонкий органический внешний слой перекрывает толстый известковый внутренний, последний слой подразделяется дополнительно.

Ножка у замковых брахиопод выходила через отверстие в брюшной створке, хотя у наиболее примитивных форм наблюдалось

подобное отверстие и на спинной створке. Форма отверстия соответственно менялась от ромбовидной к треугольной и округлой. Отверстие на спинной створке получило название *нототирий*, а на брюшной — *дельтирий* или *форамен*. Нототирий имел треугольную форму, по мере роста раковины он обычно зарастал одной пластинкой, названной *хилидий*. Подобным образом треугольный дельтирий мог полностью закрываться единой пластинкой — *дельтидием*. Чаще зарастание дельтирия одной или двумя пластинками было неполным и возникало круглое отверстие — форамен.

Брюшная и спинная створки отличаются несколькими признаками. Для брюшной створки характерно следующее: более загнутая макушка; отверстие для ножки сохраняется на протяжении всей жизни либо с возрастом зарастает одной или двумя пластинками; обычно имеются два зуба; могут присутствовать зубные пластины, а при их срастании возникает спондилий; иногда наблюдается синус. У спинной створки макушка выражена слабее; отверстие для ножки отсутствует (кроме некоторых древних форм); обычно имеются две ямки для зубов и замочный отросток; присутствует ручной аппарат четырех типов (см. рис. 189) или имеются отпечатки рук; может наблюдаться седло.

Перечисленные признаки положены в основу выделения подклассов и отрядов.

Подкласс Orthata (Є–Q) включает плосковыпуклые или двояковыпуклые раковины; ручной аппарат крючковидный, валиковидный или пластиновидный; отверстие для ножки треугольное, округлое, иногда зароставшее с возрастом. К этому подклассу относятся отряды: Orthida, Pentamerida и Rhynchonellida.

Подкласс Strophomenata (O–J) включает вогнуто-выпуклые раковины; как правило, имелась арея и отсутствовал известковый ручной аппарат. У строфоменат нередко редуцировалась ножка, они свободно лежали на дне либо фиксировались с помощью игл, а некоторые непосредственно цементировались к субстрату. К этому подклассу относятся отряды: Strophomenida, Chonetida и Productida.

Подкласс Spiriferata (O_2–J) включает двояковыпуклые раковины; ареи развиты различно; ручной аппарат спиральный; отверстие для ножки треугольное или круглое. Прикреплялись к дну с помощью ножки либо свободно лежали на дне. К этому подклассу относятся три отряда: Atrypida, Spiriferida и Athyridida.

Подкласс Terebratulata (D–Q), включающий только отряд Terebratulida, отличается от других подклассов в первую очередь строением лентовидного ручного аппарата.

Ниже охарактеризованы наиболее важные отряды: Orthida (Є–P), Pentamerida ($Є_2$–D), Chonetida (O_3–P), Productida (D–P), Rhynchonellida (O_2–Q), Atrypida (O_2–D), Spiriferida (O_2–J_1), Athyridida (O_2–J) и Terebratulida (D–Q).

Отряд Orthida (Є–P). Раковина двояковыпуклая, плосковыпуклая и вогнуто-выпуклая от почти равностворчатой до резко неравностворчатой, с ареями на одной или обеих створках (рис. 191). Форма створок от округло-линзовидной до четырехугольно-чашевидной. Скульптура радиальная, концентрическая и сетчатая.

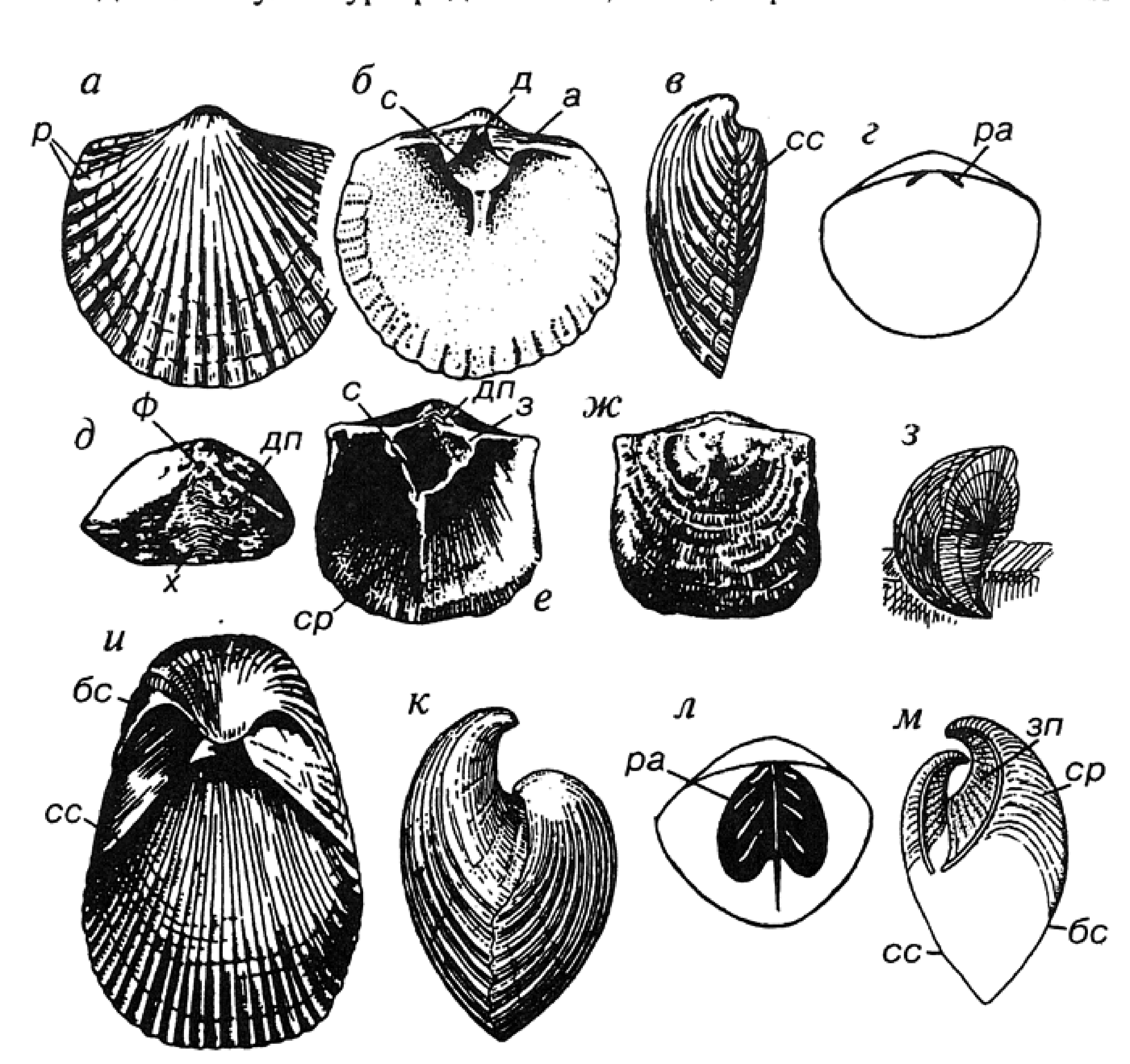


Рис. 191. Отряды Orthida (Є–P) и Pentamerida ($Є_2$–D)

а–г — Orthis (O_{1-2}): *а, б* — брюшная створка снаружи и изнутри, *в* — раковина сбоку, *г* — валиковидный ручной аппарат; *д–з* — Clitambonites (O_{1-2}): *д* — вид со стороны ареи, *е* — брюшная створка изнутри, *ж* — спинная створка снаружи, *з* — образ жизни; *и–м* — Conchidium (S): *и, к* — общий вид со стороны спинной створки и сбоку, *л* — пластиновидный ручной аппарат, *м* — продольный разрез сбоку. а — арея, бс — брюшная створка, д — дельтирий, дп — дельтидий, з — зубы, зп — зубные пластины, р — радиальные ребра, ра — ручной аппарат, с — спондилий, ср — срединная септа, сс — спинная створка, ф — форамен, х — хилидий

Отверстие для ножки ромбовидное (нототирий + дельтирий), треугольное (дельтирий) или круглое (форамен). Зарастание ромбовидного отверстия происходит за счет хилидия и дельтидия. Имеется спондилий. Ручной аппарат в виде небольших валиков, присутствует небольшой замочный отросток.

Отряд Pentamerida ($Є_2$–D). Раковина двояковыпуклая, сильновздутая. Створки гладкие или с радиальными ребрами, могут присутствовать небольшие синус и седло. Отверстие для ножки с возрастом зарастает. Брюшная створка несет два зуба. Отличительной чертой отряда является хорошо развитый спондилий. Он состоит из двух длинных зубных пластин, которые на всем протяжении вдоль своего нижнего края срастаются как между собой, так и со срединной септой или брюшной перегородкой. В результате спондилий оказывается приподнят над поверхностью створки на срединной септе. Нередко раковина раскалывается по плоскости симметрии вдоль срединной септы и одной из зубных пластин (см. рис. 191). Пластиновидный ручной аппарат состоит из двух длинных почти параллельных пластин. Иногда раковины рода Pentamerus и близких ему родов образовывали массовые скопления, приведшие к возникновению пентамеровых известняков.

Отряд Chonetida (O_3–P). Раковина плосковыпуклая, вытянутая в ширину с длинным прямым краем и слабовыступающими макушками (рис. 192). Скульптура в виде тонких радиальных ребер; вдоль замочного края ареи брюшной створки располагались косоориентированные шипы. Брюшная створка с узкой ареей, дельтирием и двумя пластинчатыми зубами. Спинная створка с отчетливым замочным отростком, слабовыступающей срединной септой и следами прикрепления рук. На ранних стадиях хонетиды прикреплялись ножкой, а на более поздних — свободно лежали на мягких грунтах.

Отряд Productida (D–P). Один из важнейших отрядов палеозойских брахиопод (см. рис. 192). Раковина вогнуто-выпуклая, плосковыпуклая, плоскоконическая. Форма створок от чашевидной до конической. Разнообразная скульптура в виде концентрических морщин, радиальных ребер и складок, игл и шипов. Створки резко неравные: брюшная от выпуклой до конической, спинная — от плоской до вогнутой. Передние края створок нередко коленчато-изогнуты и сильно вытянуты с образованием шлейфа. Отверстие для ножки и зубы отсутствуют, хотя у наиболее древних продуктид имелись два зуба и две зубные пластинки. У более молодых форм на брюшной створке наблюдаются только отпечатки мускулов. На спинной створке хорошо выражен замочный отросток, видны два отпечатка мускулов-замыкателей и два крючковидных отпечатка — следы прирастания мягких рук. Продуктиды

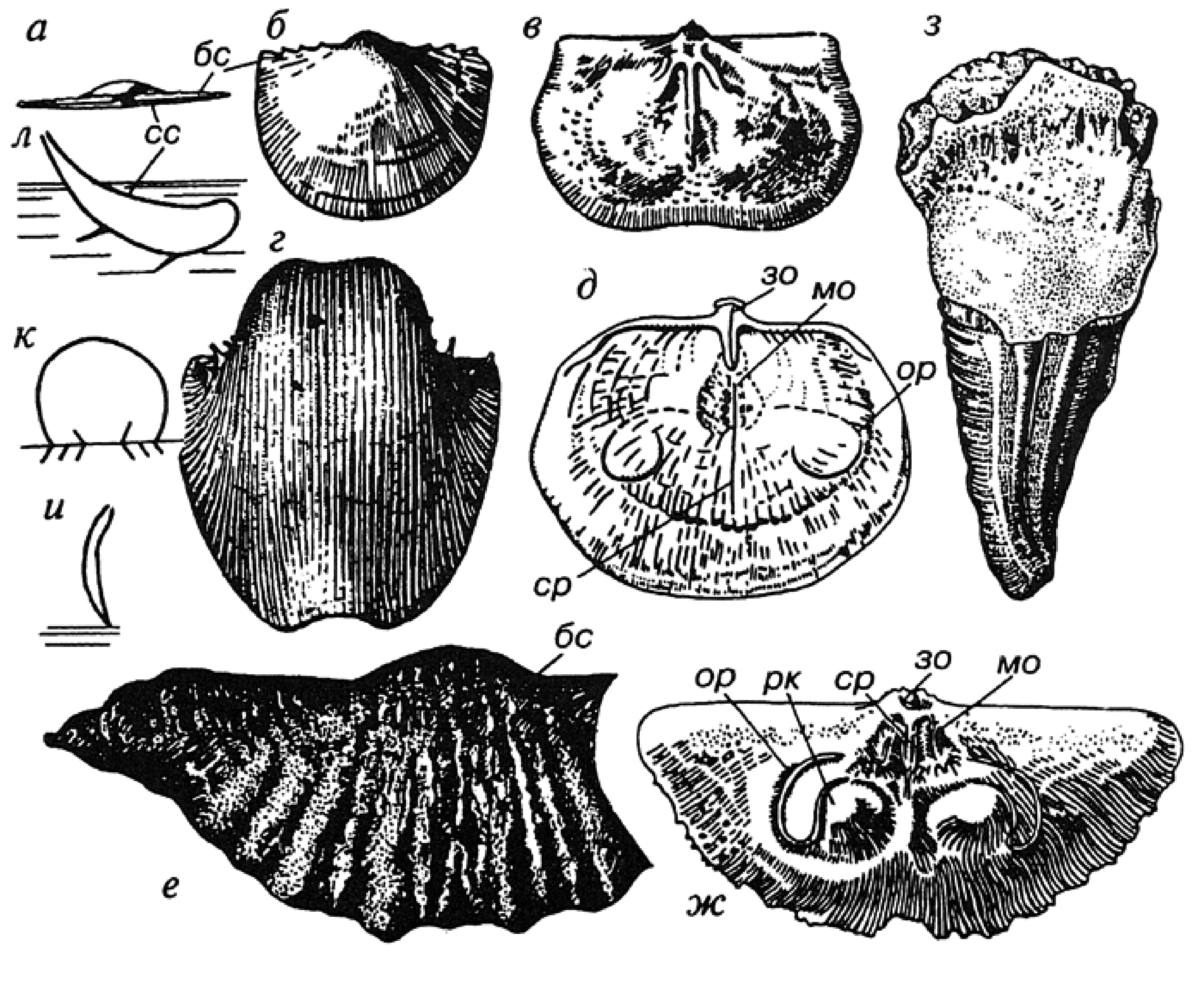


Рис. 192. Отряды Chonetida (O_3–P) и Productida (D–P)
а–в — Chonetes s.lato (D–P); *г, д* — Productus (C); *е, ж* — Gigantoproductus (C_1); *б, г, е* — брюшные створки снаружи, *в, д, ж* — спинные створки изнутри; *з* — Richthofenia (P); *и–л* — предполагаемый образ жизни продуктид на различных стадиях онтогенеза. бс — брюшная створка, зо — замочный отросток, мо — мускульные отпечатки, ор — отпечатки рук, рк — ручные конусы, ср — срединная септа, сс — спинная створка

в основном свободно лежали на дне, опираясь на иглы, которые препятствовали погружению в ил. С таким образом жизни связано возникновение шлейфа как преграды против проникновения в раковину осадка.

Отряд Rhynchonellida (O_2–Q). Раковина с резко выраженными синусом и седлом (рис. 193). Скульптура радиальная, тонкая или грубая, реже раковина гладкая. Смыкание створок гладкое или зубчатое. В брюшной створке форамен, два зуба, обычно короткие зубные пластины. Спинная створка с двумя зубными ямками, срединной септой и ручным аппаратом в виде двух крючковидных образований.

Отряд Atrypida (O_2–D). Раковина с более выпуклой спинной и более плоской брюшной створкой (рис. 194). Ручной аппарат в виде двух спиральных конусов, обращенных вершинами в сторону спинной створки. Скульптура сетчатая, образованная сочетанием

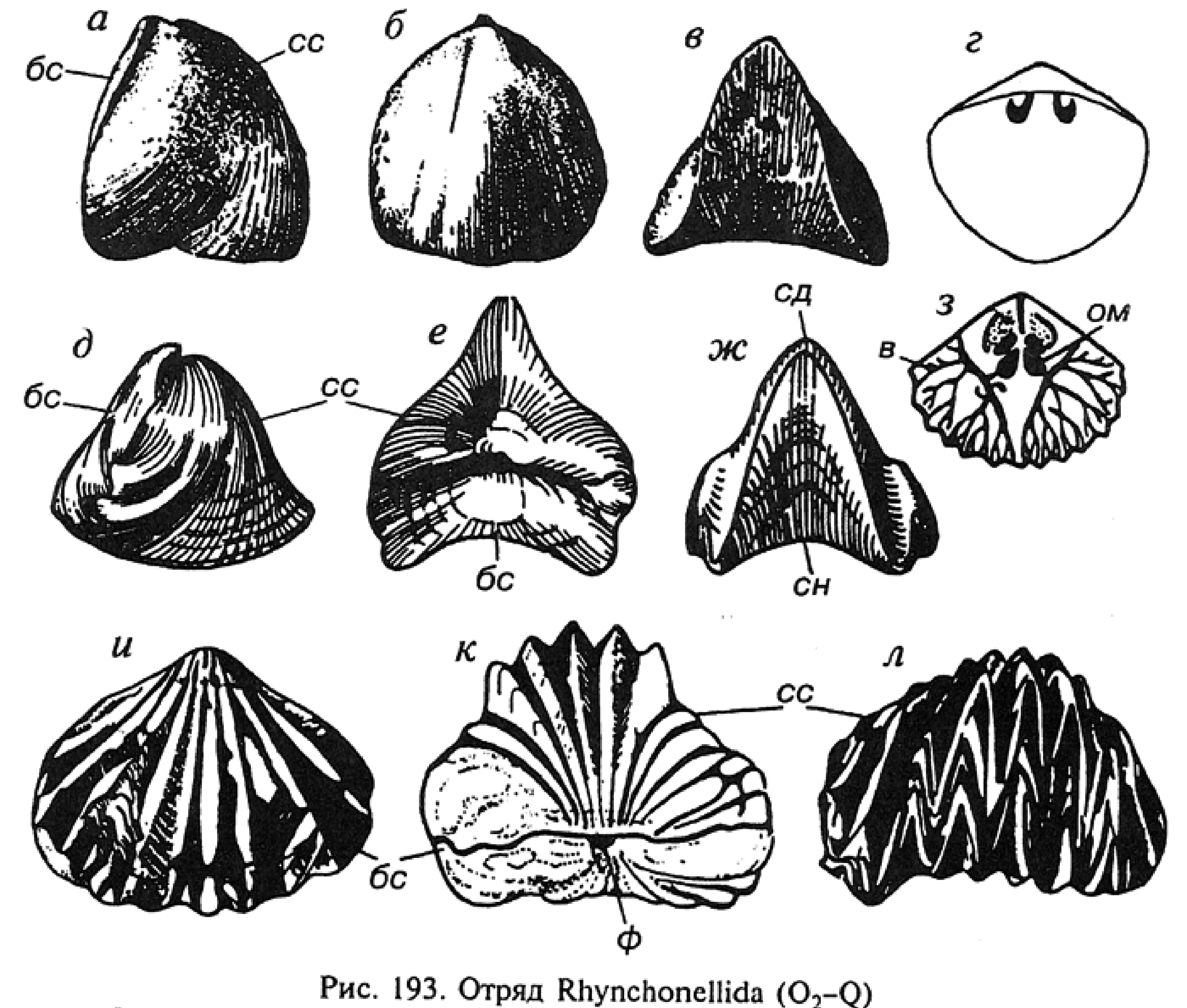


Рис. 193. Отряд Rhynchonellida (O_2–Q)
а–в — Ladogia (D_{2-3}); *г* — крючковидный ручной аппарат; *д–ж* — Rhynchonella (J_3); *з* — схема расположения различных отпечатков у рода Septaliphoria; *и–л* — Russirhynchia (J_3). бс — брюшная створка, в — отпечатки кровеносной системы, ом — отпечатки мускулов, сд — седло, сн — синус, сс — спинная створка, ф — форамен

радиальных и концентрических ребер. Отверстие для ножки — небольшой форамен под макушкой брюшной створки.

Отряд Spiriferida (O_2–J_1). Один из важнейших отрядов, для которого характерно наличие ручного аппарата в виде двух спиральных конусов, расходящихся в стороны (см. рис. 194). Раковина двояковыпуклая от округло-линзовидной до удлиненно-треугольной формы. Боковые концы створок могут вытягиваться вдоль смычного края, образуя ушки. Скульптура радиальная, от слабой до резкой. Различно развиты синус и седло. Брюшная створка имеет арею, треугольное отверстие для ножки — дельтирий, два зуба и две хорошо развитые зубные пластины.

Отряд Athyridida (O_2–J). Раковина двояковыпуклая, линзовидно-овальной формы. Ручной аппарат спиральный, подобный таковому у спириферид, но присутствует сложная система дополнительных соединительных перемычек — югум (рис. 195). Скульптура концентрическая. Отверстие для ножки — форамен. Отряд

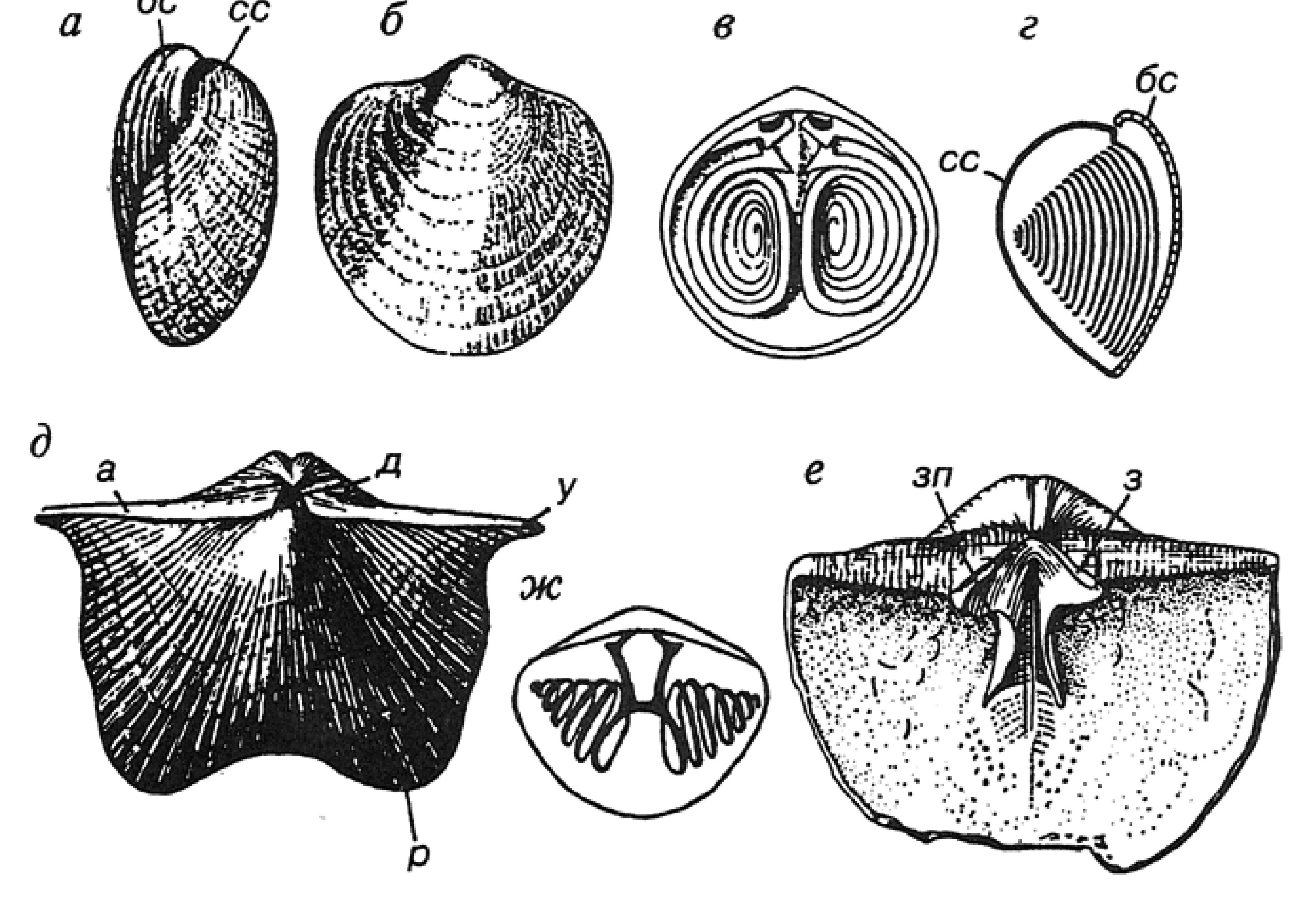


Рис. 194. Отряды Atrypida (O_2–D) и Spiriferida (O_2–J_1)
а–г — Atrypa (S–D): *а, б* — внешний вид, *в, г* — ручной аппарат; *д* — Cyrtospirifer (D_3–C_1); *е* — брюшная створка спириферид изнутри; *ж* — ручной аппарат спириферид. а — арея, бс — брюшная створка, д — дельтирий, з — зубы, зп — зубные пластины, р — радиальные ребра, сс — спинная створка, у — ушки

Athyridida по строению спирального ручного аппарата приближается к отряду Spiriferida.

Отряд Terebratulida (D–Q). Раковина двояковыпуклая, овально-линзовидной формы, гладкая или с радиальными складками в передней части (см. рис. 195). В брюшной створке имеются форамен, два зуба и две короткие зубные пластины. В спинной створке развит ручной аппарат лентовидный (или петлевидный). Могут присутствовать синус и седло. Изредка раковина разделена на две лопасти, смыкание которых привело к возникновению сквозного отверстия в центре раковины.

Большинство замковых брахиопод прикрепляется простой или разветвленной ножкой к дну, некоторые свободно лежат на грунте, нередко частично погружаясь в него, иногда они прирастают к твердым грунтам цементацией (рис. 196).

Замковые брахиоподы подобно беззамковым существуют с кембрия и поныне. В раннем кембрии появились Orthida (Є–P), в среднем — Pentamerida ($Є_2$–D), в ордовике Spiriferida (O_2–J_1), Atrypida (O_2–D), Rhynchonellida (O_2–Q), Athyridida (O_2–J), Chonetida (O_3–P), наконец в девоне возникли два последних отряда: Productida (D–P) и Terebratulida (D–Q). Палеозойский этап в развитии

Рис. 195. Отряды Athyridida (O_2–J) и Terebratulida (D–Q)

а, *б* — Athyris (D–C_1): *а* — общий вид, *б* — спинная створка изнутри; *в–е* — Terebratula s.lato (₽–N): *в* — прикрепление ножкой у теребратулид, *г*, *д* — внешний вид, *е* — петлевидный ручной аппарат. ра — петлевидный ручной аппарат, са — спиральный ручной аппарат, ф — форамен

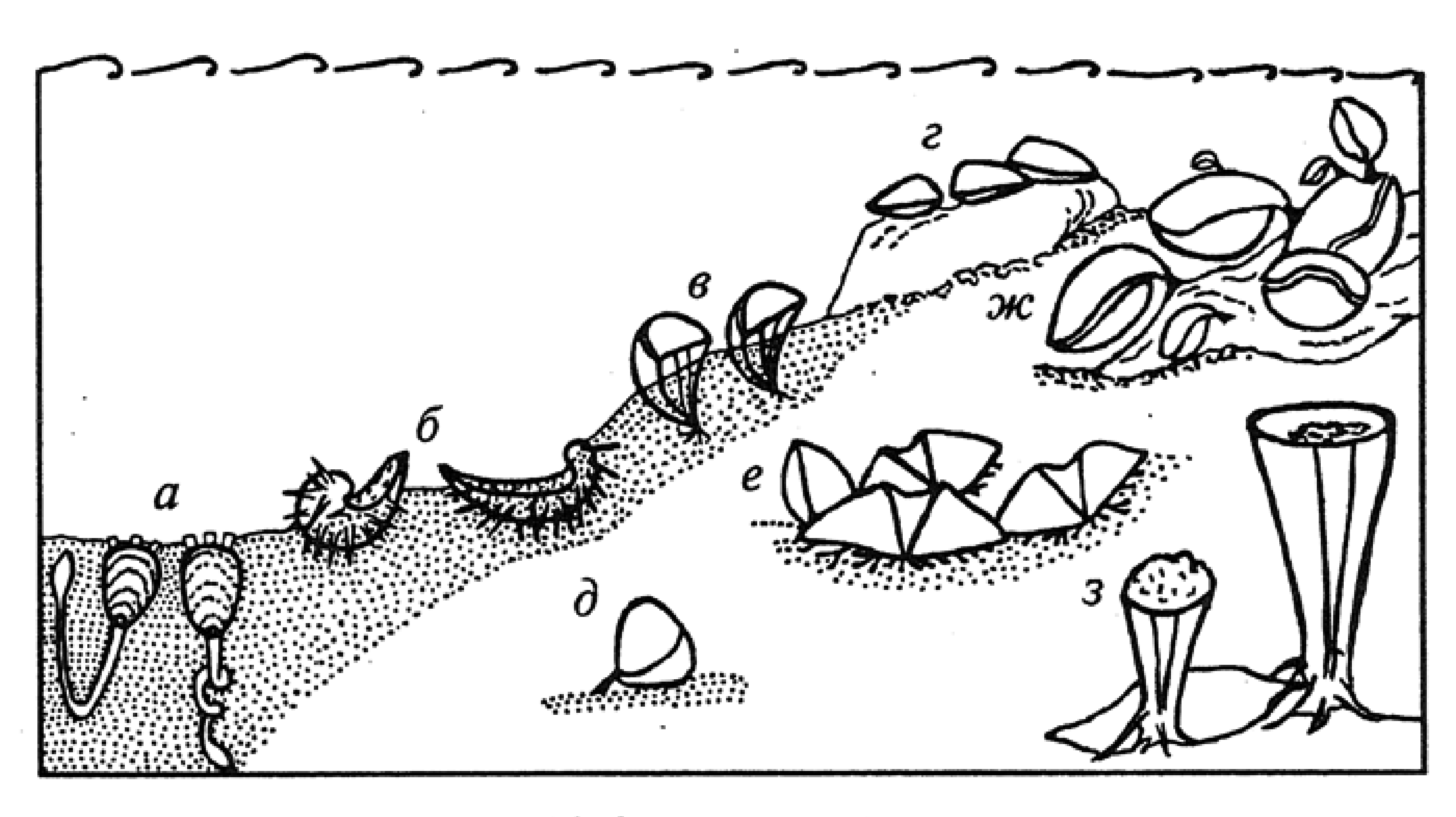


Рис. 196. Образ жизни брахиопод

Бентос: *а* — зарывающийся; *б*, *в* — полупогруженный (*б* — свободнолежащий, *в* — прикрепляющийся ножкой); *г* — прикрепляющийся цементацией; *д–ж* — прикрепляющийся ножкой; *з* — прикрепляющийся цементацией и корнеподобными выростами

брахиопод был значительно богаче и разнообразнее мезозойского, а до настоящего времени дожили только два отряда замковых брахиопод: ринхонеллиды и теребратулиды. В палеозое брахиоподы обитали на мелководье, в мезозое и кайнозое основные экологические ниши, ранее занятые брахиоподами, освоили двустворчатые моллюски, постепенно вытеснив брахиопод. Палеозойские брахиоподы нередко поселялись группами, они являлись рифолюбами, участвуя в образовании органогенных построек, что привело в дальнейшем к формированию брахиоподовых известняков.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ. PHYLUM ECHINODERMATA

(греч. echinos — еж; derma, dermatos — кожа)

Иглокожие — многоклеточные трехслойные вторичноротые животные, обитающие в морских бассейнах. Современные формы живут преимущественно на дне, некоторые приспособились к пелагическому образу жизни. Это морские звезды, морские ежи, морские лилии, а также голотурии и офиуры. Отличительными особенностями данного типа являются пятилучевая симметрия большинства представителей и наличие амбулакральной системы. Пятилучевая симметрия наиболее наглядно проявляется у морских звезд, хотя и у них число лучей в исключительных случаях резко возрастает, достигая 50. Амбулакральная система представляет собой систему каналов, обеспечивающих выполнение различных функций: движения, дыхания, осязания.

Скелет современных иглокожих внутренний, он имеет мезодермальное происхождение и сверху покрыт кожицей. Это либо сплошной панцирь (морские ежи), либо чашечка (морские лилии), нередко снабженная стеблем и руками (брахиолями); у морских звезд скелет состоит из отдельных рассеянных элементов, у голотурий — из образований, подобных спикулам. Нередко имеются дополнительные шипики и иглы, особенно характерные для морских ежей. По составу скелет известковый с примесью карбоната магния и фосфата кальция. Все элементы скелета (таблички, иглы, членики стебля, рук) обладают едиными кристаллографическими свойствами. Они, подобно монокристаллу кальцита, обычно раскалываются по ромбоэдру — шестиграннику со скошенными параллельными плоскостями.

Размеры иглокожих колеблются в значительных пределах: от минимальных (порядка 1 см) у офиур, морских звезд и «микроскопических» морских лилий до гигантских (порядка 1 м) у морских звезд, а максимальные размеры иглокожих (до 20 м) известны у некоторых ископаемых морских лилий мезозоя, имевших очень длинный стебель и длинные ветвящиеся руки.

Ниже рассмотрено строение морского ежа рода Cidaris (рис. 197). Обычно характеристика иглокожих иллюстрируется на примере морских звезд. Но для палеонтологов и геологов более важны морские лилии и морские ежи, так как они обладают плотным скелетом и поэтому сохраняются в ископаемом состоянии.

Пищеварительная система начинается от ротового отверстия, расположенного в центре нижней стороны и снабженного челюстным аппаратом — аристотелевым фонарем (см. рис. 197). Аристотелев фонарь состоит из пяти подвижно сочлененных зубов. От ротового отверстия начинается глотка, а далее следуют пищевод, желудок и кишечник, образующие в целом длинную петлевидно изгибающуюся трубку. Пищеварительная система заканчивается в центре верхней стороны анальным отверстием.

Амбулакральная (лат. ambulacrum — место для хождения, хождение) система состоит из каменистого, кольцевого и пяти радиальных каналов, от последних в две стороны отходят амбулакральные ножки с небольшими ампулами в основании.

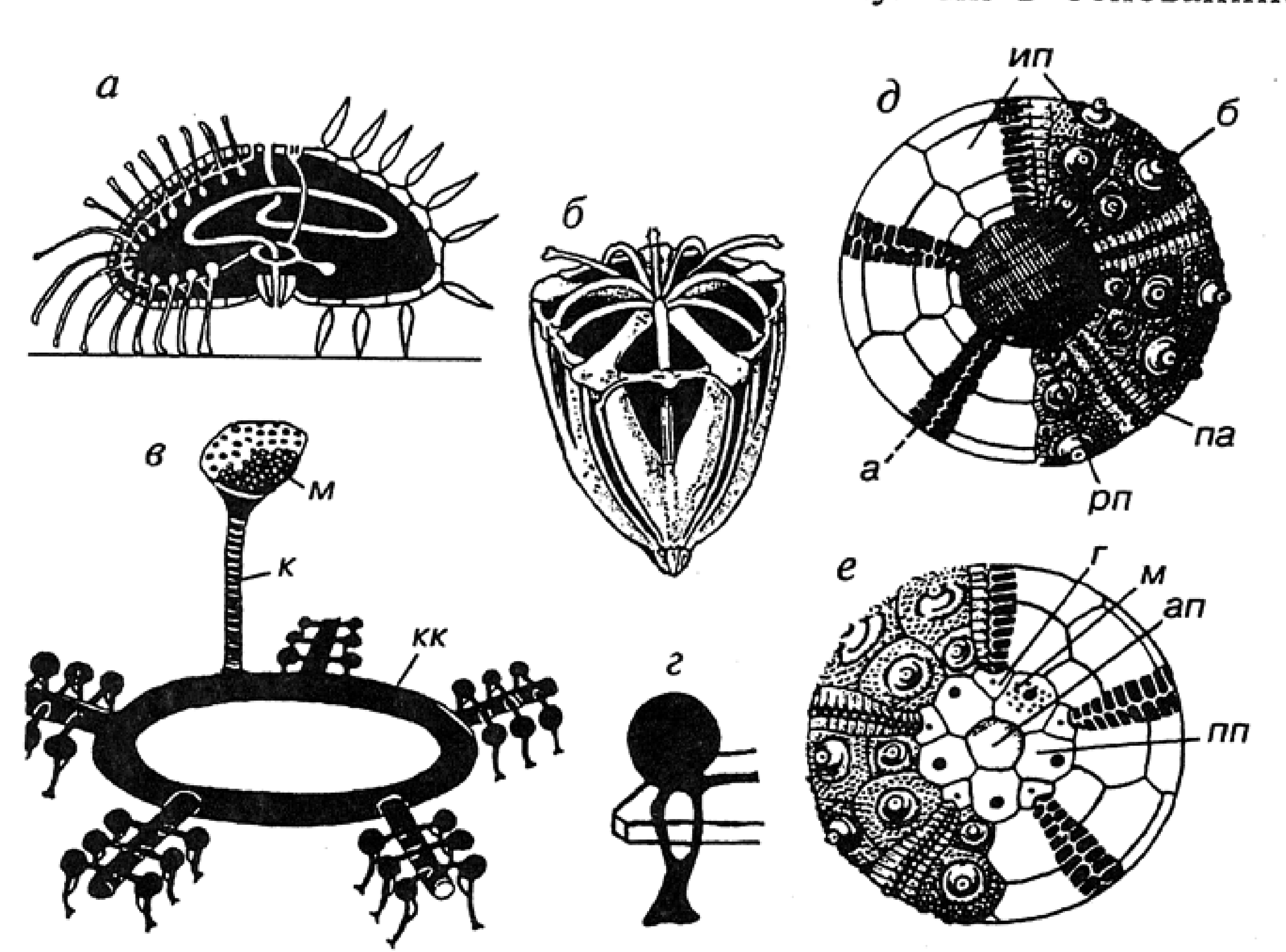


Рис. 197. Схема строения морских ежей

а — продольный разрез; *б* — челюстной аппарат — аристотелев фонарь; *в* — амбулакральная система; *г* — амбулакральная ножка; *д* — вид снизу, со стороны ротового отверстия; *е* — вид сверху, со стороны вершинного щитка. а — амбулакральные поля, ап — анальное поле, б — бугорки для игл, г — глазные пластинки, ип — интерамбулакральные поля, к — каменистый вертикальный канал, кк — кольцевой канал, м — мадрепорит, па — поры амбулакров, пп — половые пластинки, рп — ротовое поле

В промежутках — интеррадиусах — к кольцевому каналу присоединяются полиевые пузыри, служащие вместилищем для резервной жидкости. Они способны сильно растягиваться и сокращаться.

В отличие от пищеварительной системы, имеющей вводное (рот) и выводное (анус) отверстия, амбулакральная система является слепой и сообщение с внешней средой происходит через мадрепоровую пластинку, или мадрепорит. Эта пластинка ситовидно прободена, она находится на верхней стороне морского ежа недалеко от анального отверстия. Через мадрепорит вода попадает в вертикально расположенный канал с обызвествленными стенками (каменистый канал). Далее следует кольцевой канал, от него по радиусам отходят радиальные каналы, а по интеррадиусам — полиевые пузыри.

Амбулакральные ножки представляют собой трубочки, способные к значительному растяжению (и вытягиванию), сжатию (и укорачиванию) и присасыванию. Растяжение или сжатие ножки координируется с помощью дополнительных мелких «резервуаров» — ампул, а для присасывания на наружном конце ножки нередко имеются присоски. При одновременном вытягивании амбулакральных ножек в одном направлении, их присасывании к субстрату и последующем укорачивании происходит подтягивание животного и его перемещение в определенном направлении.

Для выхода каждой амбулакральной ножки наружу на пластинках панциря имеются две поры, поэтому ножки и ампулу соединяет двойной петлеобразный канал (см. рис. 197). Общее число амбулакральных ножек может превосходить тысячу.

Кровеносная и нервная системы тоже имеют радиальный план строения; ниже кольцевого канала амбулакральной системы располагается околоротовое кольцо кровеносной системы, а под ним подобное кольцо нервной системы, от которых отходят 5 кровеносных и нервных стволов. Кровеносная система помимо этого имеет осевой ствол (параллельный каменистому каналу) и верхнее кольцо, находящееся недалеко от верхней стороны панциря. Половая система представлена пятью половыми железами (гонадами) гроздевидной формы, расположенными на верхней стороне животного.

Таким образом, в расположении внутренних органов выдерживается радиальная симметрия, которая отчетливо проявляется и в строении панциря. В состав панциря входят пять амбулакральных и пять интерамбулакральных полей, располагающихся меридионально. Над радиальными каналами амбулакральной системы находятся амбулакральные поля, между ними — интерамбулакральные. У рода Cidaris амбулакральные поля узкие, а интерамбулакральные — широкие, снабженные бугорками для прикрепления игл. Число пластинок в одном ряду составляет несколько десятков. Амбулакральные поля заканчиваются пятью небольшими глазными пластинками, каждая с одним отверстием. Через эти отверстия выходят наружу слепые окончания

радиальных каналов, обладающие светочувствительной способностью, что и определило название пластинок. Интерамбулакральные поля заканчиваются у половых пластинок, так как именно под этими пластинками находятся гонады.

Глазные и половые пластинки образуют вершинный щиток. На половых пластинках имеются отверстия для выхода половых продуктов, одна из половых пластинок одновременно является мадрепоровой.

Иглокожие живут в морских бассейнах, чутко реагируя на изменение солености. Поэтому они разнообразны и многочисленны только в наших северных и восточных морях, тогда как в Черном море редко встречаются только мелкие реликтовые формы, в Балтийском море вообще известен лишь один вид, а в Каспийском — иглокожие отсутствуют. Как исключение имеются формы, приспособившиеся к существованию как при пониженной, так и при повышенной солености.

Глубина обитания различна — от литорали до абиссали, ранее иглокожие населяли преимущественно дно водоемов, в настоящее время они составляют один из основных элементов донной фауны (рис. 198). Вместе с тем некоторые морские лилии приспособились к жизни в пелагиали (планктон или псевдопланктон). Бентосные иглокожие либо передвигаются по дну, реже зарываются в мягкие грунты, либо ведут неподвижный образ жизни, чаще всего прикрепляясь к дну с помощью стебля. Это определило длительно существовавшее разделение этого типа на стебельчатых, или прикрепленных (Pelmatozoa), и свободноживущих, или неприкрепленных (Eleutherozoa). Однако геологическая история иглокожих, начавшаяся очень давно, скорее всего в венде,

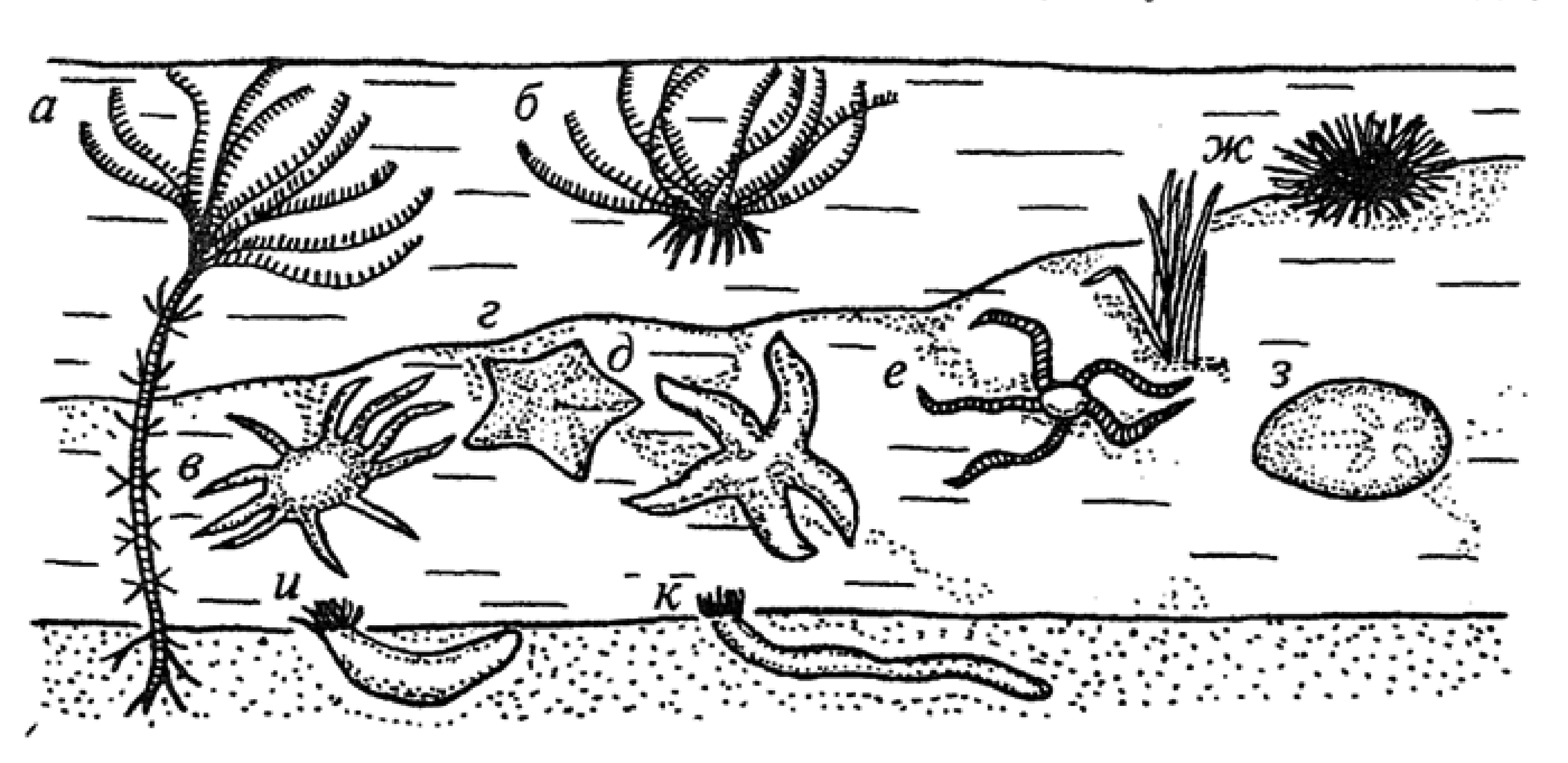


Рис. 198. Образ жизни иглокожих

а — прикрепленный бентос; *б* — планктон; *в–з* — подвижный бентос; *и*, *к* — зарывающийся бентос

выявила значительно большее разнообразие, обусловившее необходимость пересмотра системы в целом.

В настоящее время тип Echinodermata подразделяется на четыре подтипа: Homalozoa (Є–C), Crinozoa (Є–Q), Asterozoa (O–Q), Echinozoa (V?, Є–Q). Возможные вендские иглокожие принадлежат к подтипу Echinozoa, тогда как более примитивные Homalozoa известны только с кембрия. Видимо, из-за неполноты геологической летописи начальная страница истории иглокожих не сохранилась (либо пока не обнаружена) либо вендские находки не принадлежат типу иглокожих.

ПОДТИП ГОМАЛОЗОА. SUBPHYLUM HOMALOZOA

(греч. homalos — плоский; zoa — животные)

Скелет гомалозоа состоит из чашечки — теки с одним-двумя дополнительными выростами (или без таковых) и членистого придатка, называемого по-разному (рис. 199). Тека имеет разнообразную, нередко асимметричную форму и обычно характеризуется уплощенной нижней и слегка приподнятой верхней стороной. Многочисленные многоугольные таблички теки могут группироваться по размерам: мелкие обычно концентрируются в средней части, а более крупные располагаются по краям.

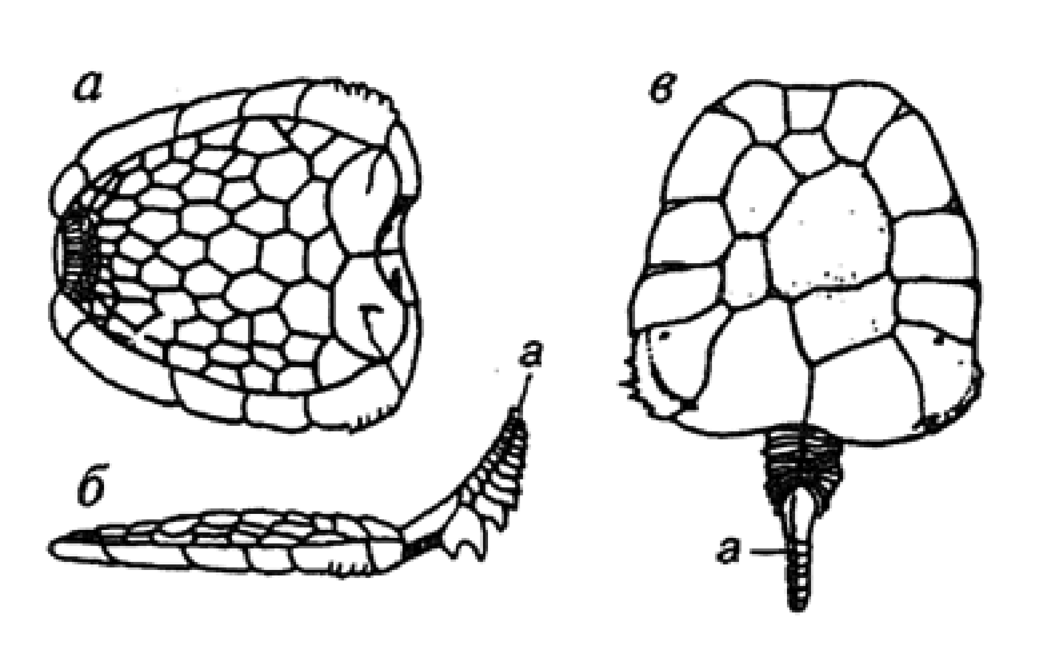


Рис. 199. Подтип Homalozoa (Є–C) Mitrocystites (O_{2-3}): *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку, *в* — вид снизу. а — аулакофор

Наличие в теке уплощенной нижней и выпуклой верхней стороны свидетельствует о ее горизонтальном прижизненном положении. Положение ротового и анального отверстий недостаточно ясно. Различной длины членистый придаток — аулакофор — функционально трактуется по-разному. В одних случаях его рассматривают как стебель, служивший для прикрепления к дну или заякоривания на дне. По другой трактовке аулакофор был приподнят над текой, подобно двухрядной руке (у его основания, возможно, располагался рот), и служил для улавливания и сбора пищи.

Гомалозои являлись наиболее примитивной группой вымерших иглокожих, у которых отсутствует пятилучевая симметрия. Этот подтип включает не менее трех вымерших классов, ограниченных интервалом распространения от кембрия до карбона.

ПОДТИП КРИНОЗОА. SUBPHYLUM CRINOZOA

(греч. krinon — лилия; zoa — животные)

К кринозоа относятся как вымершие (Cystoidea и Blastoidea), так и современные (Crinoidea) иглокожие. Их объединяет общий план строения скелета, состоящего из чашечки, стебля и рук (рис. 200). В различно устроенной чашечке размещаются внутренние органы животного. В центре верхней стороны располагается ротовое отверстие; на некотором расстоянии от него, но тоже на верхней стороне чашечки (обычно в интеррадиусе) находится анальное отверстие. Число табличек чашечки изменяется от 10 до нескольких сотен. Руки (или брахиоли) служат для собирания пищи; число, строение и расположение рук существенно изменяется у различных классов. Стебель выполняет функцию прикрепления животного к субстрату, он может быть как очень коротким, так и очень длинным, но всегда состоит из подвижно соединенных члеников.

Кринозои вели как бентосный, так и псевдопланктонный образ жизни, в некоторых случаях за счет преобразования стебля в многочисленные короткие членистые придатки либо полной редукции стебля они приспособились к планктонному образу жизни.

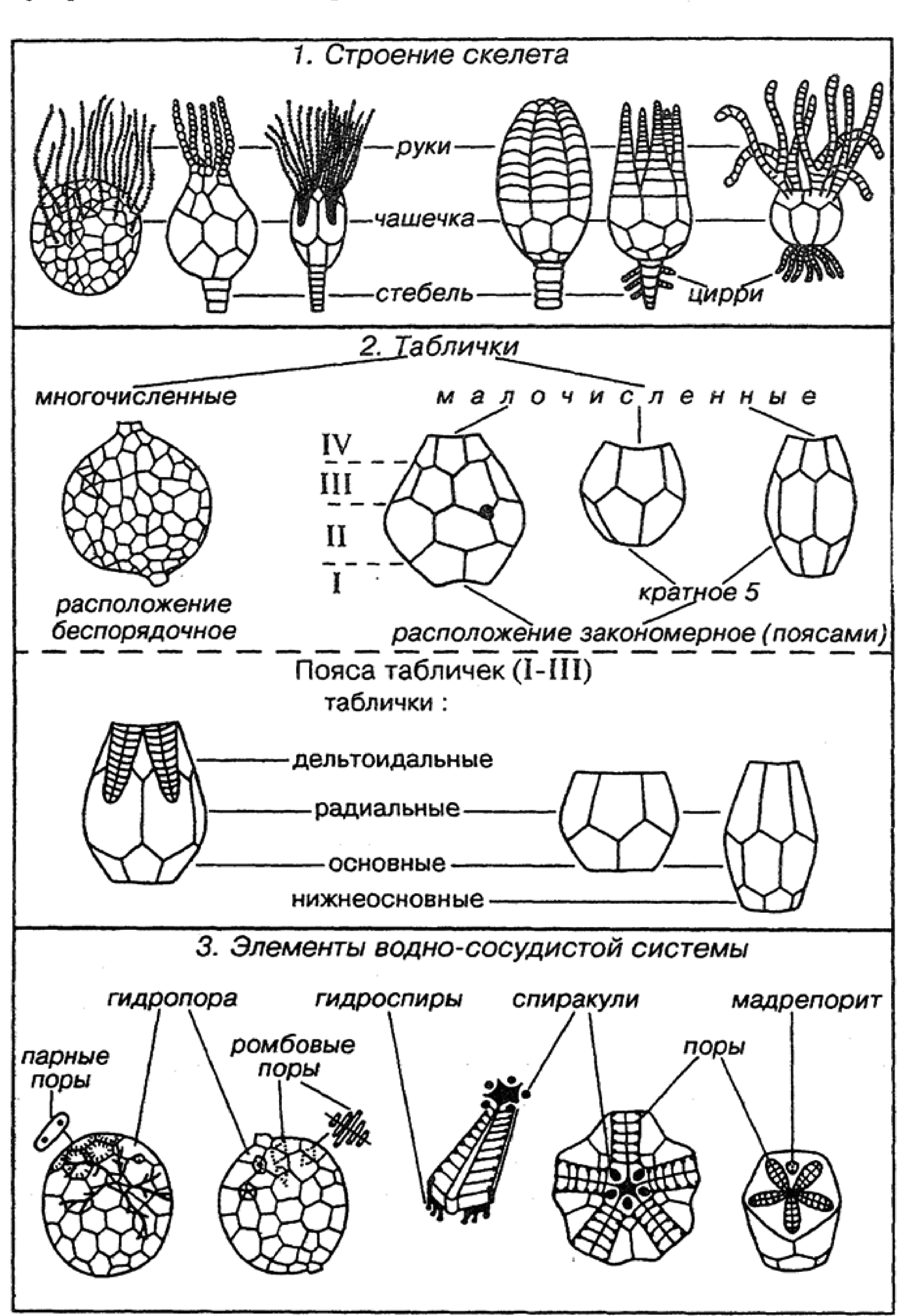
К подтипу Crinozoa относится не менее 7 классов, наиболее известны три: Cystoidea (O–D), Blastoidea (S–P) и Crinoidea (O–Q). У первого класса в строении чашечки прослеживаются появление и становление пятилучевой симметрии, чашечка второго и третьего классов обладает пятилучевой симметрией, которая может незначительно нарушаться.

Класс Морские пузыри. Classis Cystoidea

(греч. kystis — пузырь)

Морские пузыри являются наиболее примитивным классом среди Crinozoa. Это вымершие организмы, скелет которых представлен чашечкой, стеблем и крайне редко брахиолями (рис. 201). Чашечка имела различную форму — от округлой, овальной до угловато-грушевидной. Ее размеры не велики и составляют 2–7 см. Число табличек резко варьирует: минимальное число — 19, обычное — несколько сотен, максимальное — до 2000. При небольшом фиксированном числе табличек они располагались горизонтальными рядами; при наличии большого числа табличек закономерность в их расположении отсутствует. Ротовое отверстие находилось в центре верхней стороны чашечки, оно было окружено венчиком коротких членистых брахиолей. Иногда от рото-

вого отверстия отходили пищевые желобки (обычно пять), которые могли иметь различную длину и нередко разветвлялись, заканчиваясь бугорками. В этом случае брахиоли располагались на бугорках. Анальное отверстие находилось на верхней или боковой



стороне чашечки. Оно имело круглую или пятиугольную форму и было прикрыто пятью треугольными пластинками, приподнимавшимися в виде низкой пирамидки (анальная пирамидка).

У цистоидей имелась система каналов двух различных типов — прообраз амбулакральной системы иглокожих. Каналы первого типа располагались закономерно. Они проходили с одной таблички на другую и имели различную длину: наибольший канал пересекал границу табличек в середине, а минимальные — по краям. Серия параллельно расположенных каналов вписывалась в ромб. Каналы открывались порами, которые оконтуривают ромбы, поэтому первая система получила название *ромбовые поры*. Число ромбовых пор различно. Каналы могли располагаться почти под всеми пластинками чашечки, и тогда число ромбовых пор очень велико. Либо число каналов и соответственно ромбовых пор резко сокращается, и они группируются около ротового отверстия и недалеко от стебля в количестве двух–трех ромбовых пор. Каналы второго типа находились в пределах одной таблички, не переходя на соседние. Они имели постоянную длину, были короткими, обычно концентрировались в краевой части табличек, где по краям каналов наблюдались парные поры.

Несомненно, что основная, а возможно, единственная функция системы каналов — газообмен. Для ввода воды в эту систему имелась гидропора (прообраз мадрепорита). Каково значение пор (выходили «амбулакральные» ножки) и как были соединены каналы в единую систему, сказать трудно.

Для выхода половых продуктов служило еще одно отверстие — гонопора.

Цистоидеи прикреплялись к дну с помощью короткого или длинного стебля, некоторые, возможно, свободно лежали на дне. Скопления цистоидей в ордовике Ленинградской области и



Рис. 200. Основные морфологические признаки прикрепленных иглокожих

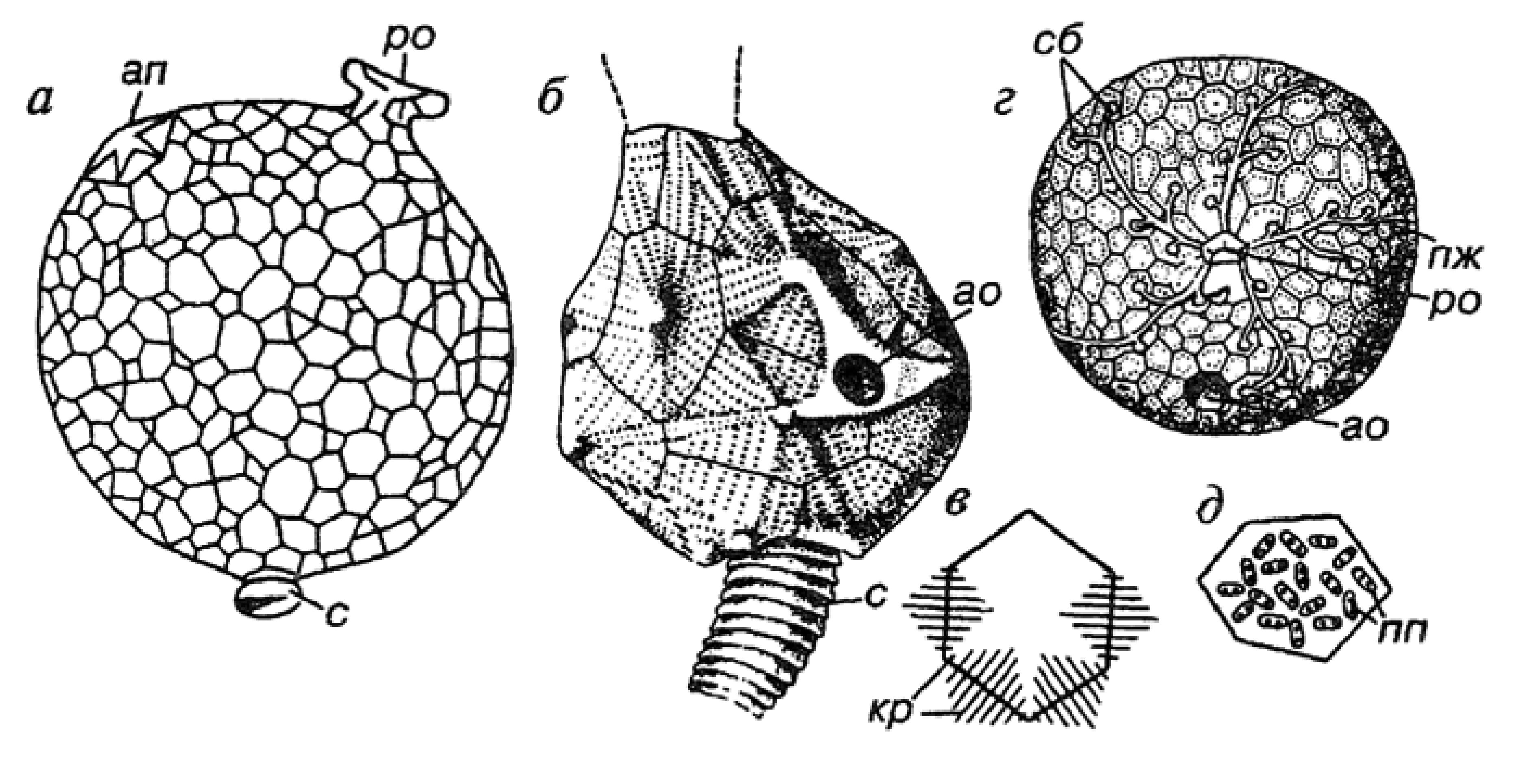


Рис. 201. Класс Cystoidea (O–D)
а — Echinosphaerites (O_{2-3}); *б* — Echinoencrinites (O_1); *в* — схема расположения ромбовых пор (видны только каналы); *г* — Glyptosphaerites (O); *д* — схема незакономерного расположения парных пор. ао — анальное отверстие, ап — анальная пирамидка, кр — каналы ромбовых пор, пж — пищевые желобки, пп — парные поры, ро — ротовое отверстие, с — стебель, сб — следы прикрепления брахиолей

Прибалтики образовали эхиносферитовые известняки. Они характеризуют нормально-морской режим ордовикского палеобассейна.

Современная систематика класса Cystoidea основана на строении системы каналов, в связи с чем выделяются два подкласса: Rhomboporita (O–D) и Diploporita (O–D_2). Особенно важное стратиграфическое значение цистоидеи имеют для ордовикских отложений. Возможно, что они появились несколько раньше; не совсем достоверные находки указываются из кембрийских отложений. Цистоидеи дали начало Blastoidea и Crinoidea.

Подкласс Ромбопоровые. Subclassis Rhomboporita

(греч. rhombos — ромб; poros — отверстие, пора)

Ромбопоровые цистоидеи характеризуются закономерным расположением каналов и пор. Чашечки этого подкласса могли состоять из многочисленных беспорядочно расположенных табличек, под всей поверхностью которых находились каналы водно-сосудистой системы. Иногда таблички образуют четыре горизонтальных пояса и число их резко ограничено: 4 таблички в первом нижнем поясе (основные, или базальные) и по 5 табличек в следующих трех поясах (боковые, или латеральные), общее число табличек 19. У таких цистоидей наблюдаются два ромба около стебля и один на границе двух верхних рядов боковых табличек.

Элементы пятилучевой симметрии проявляются в наличии пятиугольной анальной пирамидки или в расположении табличек чашечки при ограниченном числе последних (19).

Стебель короткий или длинный, возможно, что длинный стебель располагался горизонтально. Ордовик — девон.

Подкласс Парнопоровые. Subclassis Diploporita

(греч. diplos — двойной; poros — отверстие, пора)

Парнопоровые цистоидеи характеризуются наличием парных пор. Чашечки этого подкласса состояли из многочисленных неправильно расположенных табличек. Пятилучевая симметрия могла проявляться в форме пятиугольного ротового отверстия, от которого отходили пять ветвящихся пищевых желобков.

Стебель был очень короткий, а нередко отсутствовал. Ордовик — средний девон.

Класс Морские бутоны. Classis Blastoidea

(греч. blastos — росток, бутон)

Небольшой по объему класс своеобразно устроенных вымерших прикрепленных иглокожих, скелет которых состоял из округлой или бутонообразной чашечки, стебля и брахиолей (рис. 202). Чашечка имела отчетливую пятилучевую симметрию. Она образована тремя рядами чередующихся табличек, а также пятью пищевыми желобками. Нижний ряд сложен тремя небольшими базальными, или основными, табличками. Средний ряд представлен пятью наиболее

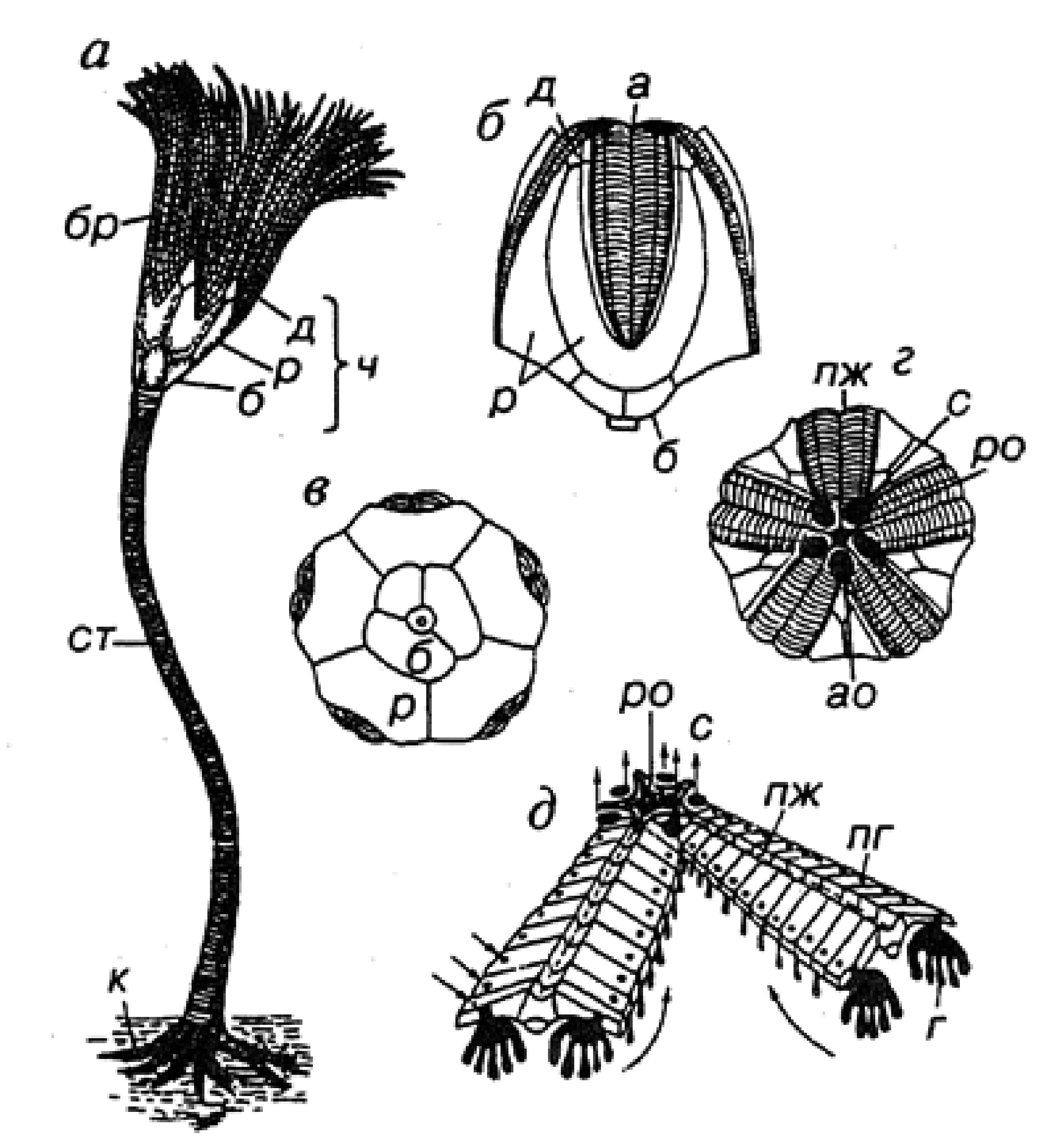


Рис. 202. Класс Blastoidea (S–P)
а — Orophocrinus (C_1) — реконструкция; *б–г* — схема строения рода Pentremites (C_1): *б* — вид чашечки сбоку, *в* — вид чашечки снизу, *г* — вид чашечки сверху; *д* — схема циркуляции воды по гидроспирам. а — амбулакры, ао — анальное отверстие, б — базальные таблички, бр — брахиоли, г — гидроспиры, д — дельтоидальные таблички, к — «корни», пг — поры гидроспир, пж — пищевые желобки, р — радиальные таблички, ро — ротовое отверстие, с — спиракули, ст — стебель, ч — чашечка

крупными радиальными табличками, контуры которых существенно варьируют в зависимости от формы и величины заходящих в них пищевых желобков. При наличии узких длинных пищевых желобков радиальные таблички имеют очень глубокий врез (радиальный синус) и приобретают вилкообразную форму. Третий верхний ряд состоит из пяти небольших дельтоидальных (интеррадиальных) табличек.

В центре верхней стороны находилось ротовое отверстие, к которому сходятся пять амбулакров с пищевыми желобками. Каждый пищевой желобок состоит из двух рядов табличек, зигзагообразно сочленявшихся между собой по срединной линии. Таблички имели небольшие краевые возвышения, к которым прикреплялись членистые придатки — брахиоли. Пища, собиравшаяся с помощью брахиолей, поступала по пищевым желобкам к ротовому отверстию.

Под пищевыми желобками находились складчатые каналы (гидроспиры). Под каждым пищевым желобком было два канала. Вода поступала в гидроспиры через многочисленные мелкие отверстия — поры, расположенные на границе пищевого желобка и чашечки, и выходила недалеко от рта через пять отверстий, получивших название *спиракули*. Весьма вероятно, что только спиракули являлись вводными (выводными) отверстиями гидроспир, а через многочисленные поры выходили слепые окончания гидроспир — некие подобия амбулакральных ножек. Положение гидроспир под пищевыми желобками и их строение обусловили то, что у бластоидей нередко говорят о наличии амбулакральной системы. Наружный ток воды с пищевыми частицами обеспечивает подачу пищи, а внутренний ток воды (возможно, только пульсация) — газообмен. Пищеварительная система заканчивается анальным отверстием, которое сливается с одной из спиракулей в единое несколько более крупное отверстие.

Бластоидеи обитали в нормально-морских условиях, они прикреплялись к дну с помощью стебля, который имел членистое строение и поэтому мог наклоняться в разные стороны. Они существовали только в палеозое (S–P); некоторые каменноугольные формы имеют важное стратиграфическое значение.

Класс Морские лилии. Classis Crinoidea

(греч. krinon — лилия)

Морские лилии — единственный из трех классов подтипа Crinozoa, существующий до настоящего времени. Морские лилии многочисленны и разнообразны. Их скелет состоит из чашечки, стебля и брахиолей — рук (рис. 203).

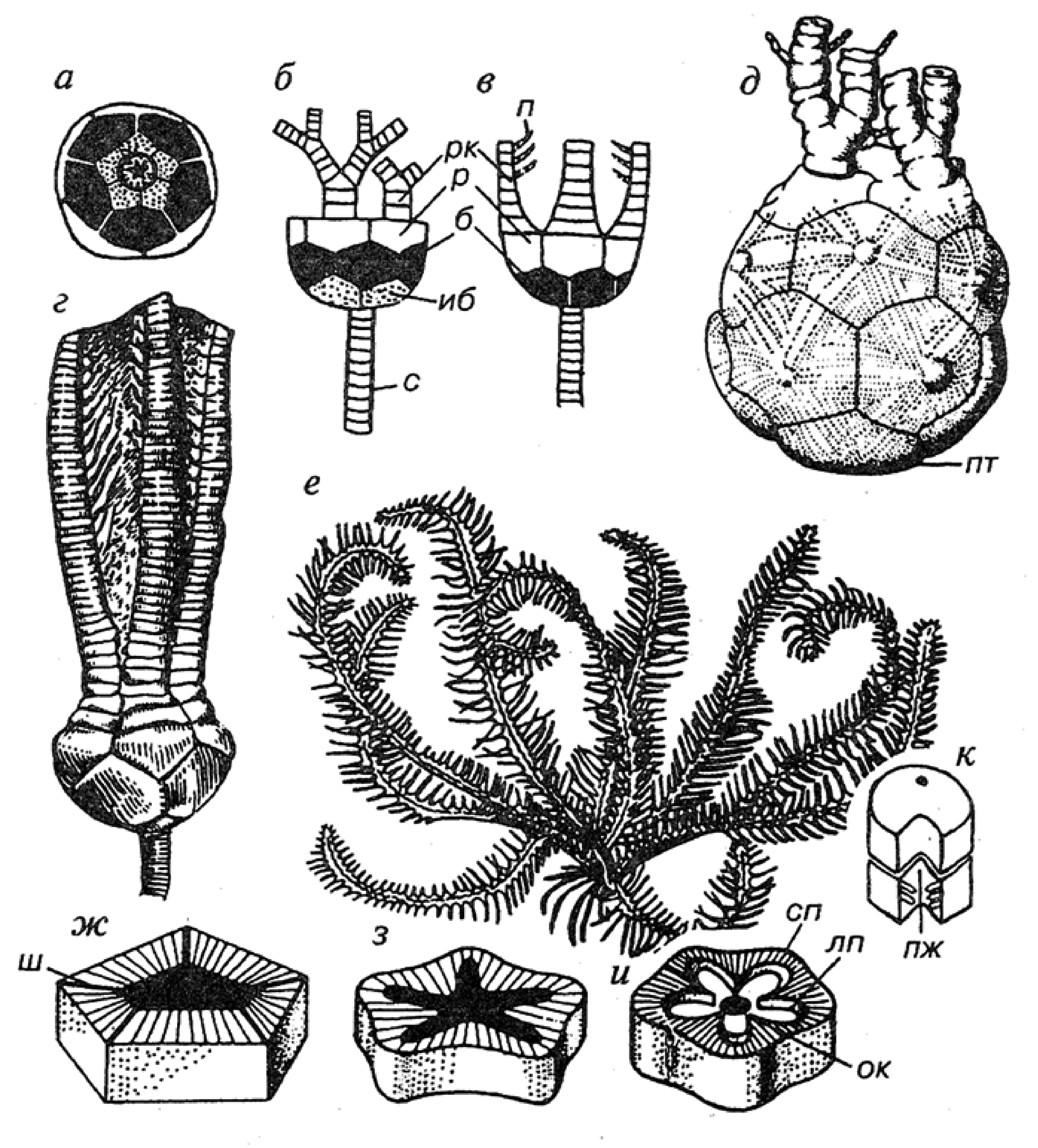


Рис. 203. Класс Crinoidea (O–Q)

а, *б* — схема строения дициклической чашечки: *а* — снизу, *б* — сбоку; *в* — моноциклическая чашечка сбоку; *г* — Cromyocrinus (C); *д* — Marsupites (K_2); *е* — современная планктонная форма; *ж–и* — членики стеблей; *к* — членики рук. б — базальные таблички, иб — инфрабазальные таблички, лп — лигаментное поле, ок — осевой канал, п — пиннулы, пж — пищевой желобок, пт — пятиугольная табличка основания чашечки, р — радиальные таблички, рк — руки, с — стебель, сп — сочленовная поверхность, ш — швы сегментов членика стебля

Чашечка имеет различную форму — от округлой, овальной до полушаровидной или конической. Наиболее просто устроена чашечка, образованная двумя или тремя поясами табличек, в каждом поясе присутствует пять табличек. Таблички верхнего пояса называются радиальными, а одного или двух нижних поясов — основными. Среди последних выделяются: собственно основные

(базальные) и нижнеосновные (инфрабазальные). По числу поясов основных табличек чашечки морских лилий подразделяются на моноциклические (только базальные таблички) и дициклические (базальные и инфрабазальные таблички). В верхнем поясе помимо пяти радиальных иногда наблюдаются три анальные таблички. Нередко в состав чашечки входили дополнительные пояса табличек, за счет чего мог увеличиваться объем чашечки.

Брахиоли, или руки, отходят от радиальных табличек, они состоят из подвижно сочлененных элементов — члеников и поэтому могут изгибаться. Руки могут ветвиться, иногда многократно, в результате резко возрастает площадь сбора пищи. В центральной части руки располагался пищевой желобок, а по краям — дополнительные членистые придатки — пиннулы. Иногда первые членики руки (брахиальные таблички) входили в состав чашечки, при этом между ними возникали интеррадиальные таблички, а если руки ветвились, то после ветвления появлялись и интербрахиальные таблички. За счет этого число дополнительных поясов табличек может превышать 10, сами таблички становятся при этом все мельче и мельче; в ряде случаев они переходят на верхнюю сторону чашечки.

Таблички ограничивают чашечку снизу и с боков, а сверху она обычно закрыта кожистой перепонкой. Лишь у некоторых морских лилий чашечка прикрыта сверху ротовыми (оральными) табличками либо системой мелких известковых чешуеподобных табличек, о чем сказано выше.

Стебель морских лилий имеет различную длину и состоит из члеников, подвижное сочленение которых обеспечивает возможность изгибания и некоторого поворачивания. Членики стебля, членики рук и чашечка чаще всего захораниваются разрозненно, а поэтому скелет ископаемых морских лилий изучается как в целом, так и дискретно: самостоятельно (параллельно) ведется исследование как чашечек, так и стебля.

Членики стеблей морских лилий чрезвычайно изменчивы по строению. В первую очередь в глаза бросается разнообразие формы члеников: от звездчатых до округленно-пятиугольных и круглых, а также округло-четырехугольных и овальных, т.е. не имеющих пятилучевой симметрии. Форма и размеры центрального осевого канала, скульптура сочленовной поверхности, форма и размеры лигаментного поля весьма разнообразны и являются предметом специальных исследований (см. рис. 203).

Морские лилии появились в ордовике и достигли большого разнообразия в морях позднего палеозоя. Они вели неподвижный образ жизни, прикрепляясь к дну и приподнимаясь над ним с помощью стебля. В мезозое появились формы, которые утратили

стебель и перешли к планктонному или псевдопланктонному образу жизни. Иногда исчезновение единого стебля сопровождалось возникновением многочисленных (до 100) членистых придатков — цирри. Цирри, подобно рукам, способствуют приспособлению лилий к обитанию в пелагиали. Моменты движения сменяются моментами покоя, и тогда цирри временно обвивают плавающие предметы или неровности дна.

Среди современных морских лилий господствуют бесстебельчатые формы. На их долю приходится не менее 85% от общего числа современных видов. На небольших глубинах такие лилии составляют постоянный компонент морской фауны. Стебельчатые морские лилии в современных бассейнах имеют резко подчиненное значение и составляют не более 15% от общего числа современных видов. Они переместились на большие глубины и первые экземпляры стебельчатых лилий были выловлены и описаны лишь во второй половине XVIII в., т.е. значительно позднее, чем бесстебельчатые формы. Сейчас установлено, что стебельчатые морские лилии обитают на глубинах до 10 000 м. Их стебель имеет не более 1 м в длину, тогда как у их ископаемых предков он мог достигать 20 м, в результате чего ископаемые лилии входят в группу наиболее крупных беспозвоночных наряду с современными внутреннераковинными головоногими (гигантские кальмары).

ПОДТИП АСТЕРОЗОА. SUBPHYLUM ASTEROZOA

(греч. aster — звезда, светило; zoa — животные)

Морские подвижные иглокожие, обладающие пятилучевой симметрией. Их тело состоит из центрального диска и лучей, различно обособленных друг от друга (рис. 204). Ротовое отверстие располагается в центре нижней стороны. У класса Asteroidea (морские звезды) центральный диск нерезко обособлен от лучей, число которых чаще всего равняется пяти, но может быть и больше (до 50). Некоторые морские звезды имеют пятиугольную форму со слабовыступающими руками. Морские звезды — хищники. За ротовым отверстием следуют пищевод, крупный желудок и короткий кишечник. Особенность их пищеварительной системы состоит в том, что ротовое отверстие может сильно растягиваться и желудок способен частично выворачиваться наружу, облекая пищу для переваривания (без заглатывания). Анальное отверстие, находящееся почти в центре верхней стороны, столь мало, что основная часть непереваренных остатков удаляется через ротовое отверстие.

42–2697

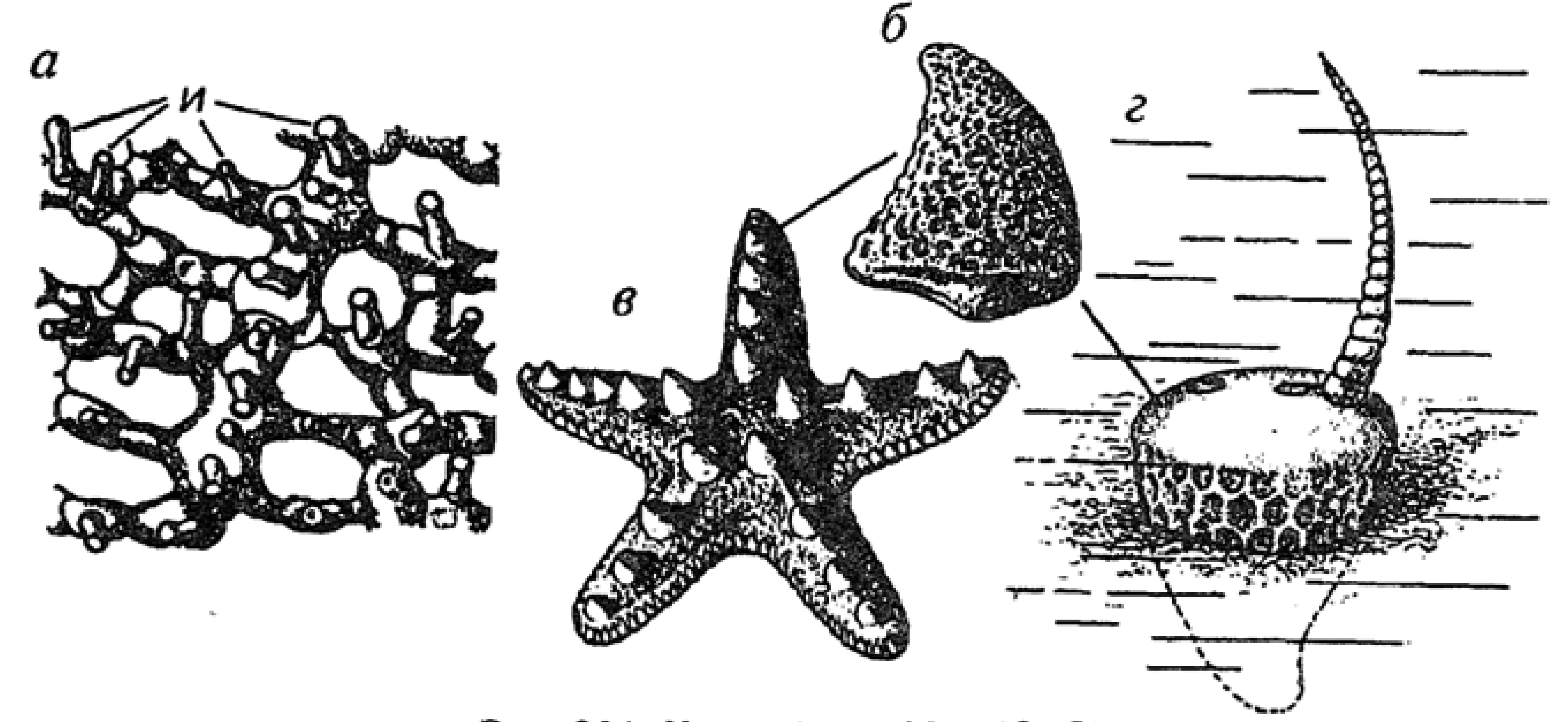


Рис. 204. Класс Asteroidea (O–Q)
а — известковый скелет верхней стороны морской звезды; *б* — Bolboporites (O_{1-2}); *в*, *г* — два варианта реконструкций Bolboporites: *в* — шип морской звезды, *г* — самостоятельный сидячий организм (Рожнов, Кушлина, 1994). и — иглы

У класса Ophiuroidea (офиуры, или змеехвостки) центральный диск и лучи обособлены резко, лучи гибкие (5 или 10), могут ветвиться. В отличие от звезд анальное отверстие отсутствует.

Мадрепорит, через который амбулакральная система сообщается с внешней средой, у морских звезд располагается на верхней стороне диска, а у офиур — на нижней. Амбулакральная система офиур служит для дыхания, а у звезд — и для дыхания и для движения. Офиуры перемещаются по дну преимущественно с помощью изгибающихся лучей, тогда как звезды — с помощью системы амбулакральных ножек, расположенных на нижней стороне каждого луча.

Астерозоа не имеют сплошного скелета. Отдельные скелетные элементы (таблички) могут образовывать каркас, более прочный на нижней стороне диска (см. рис. 204). Лучи морских звезд защищены закономерно расположенными табличками, а лучи офиур имеют более целостный скелет, состоящий из подвижно сочлененных элементов — «позвонков». У морских звезд имеются и другие скелетные элементы: разнообразные шипы и иглы, в том числе педицеллярии — видоизмененные иглы, преобразованные в подобие щипчиков.

И морские звезды и офиуры известны с ордовика, хотя не исключено, что они появились раньше. К ордовику приурочены находки, получившие название Bolboporites (см. рис. 204) и представляющие собой небольшие (около 1 см) конические образования. Больбопориты либо относились к морским звездам и трактовались как шипы, располагавшиеся на верхней стороне звезды, либо являлись самостоятельными организмами (класс Eocrinoidea).

ПОДТИП ЭХИНОЗОА. SUBPHYLUM ECHINOZOA

(греч. echinos — еж; zoa — животные)

Подтип эхинозоа включает три класса иглокожих, которые имеют тело полушаровидной, шаровидной, бочонковидной, веретеновидной или иной формы, нередко заключенное в панцирь и не имеющее по сравнению с Asterozoa лучей, а по сравнению с Crinozoa — рук и стебля. К этому подтипу относится не менее семи классов. Наиболее вероятно, что первые эхинозоа появились в венде (Edrioasteroidea, V?, Є–C_1). Echinoidea существуют с ордовика до настоящего времени, а сведения об ископаемых голотуриях в известной степени проблематичны, хотя, видимо, они появились не позднее девона.

Класс Эдриоастероидеи. Classis Edrioasteroidea

(греч. edraios — устойчивый, постоянный; aster — звезда, светило)

К классу Edrioasteroidea принадлежат вымершие морские формы, которые, видимо, вели неподвижный образ жизни и подобно кринозоа имели ротовое отверстие в центре верхней стороны, но строение панциря и особенно амбулакральных полей сближает их с морскими ежами.

Тело округлой или округленно-пятиугольной формы с выпуклой верхней и плоской нижней стороной было заключено в панцирь (рис. 205). От ротового отверстия отходили пять прямых или изогнутых амбулакральных полей, между которыми располагались интерамбулакры. Последние были сложены мелкими полигональными или чешуйчатыми многочисленными табличками, которые налегали друг на друга черепицеобразно. Нередко в единой краевой

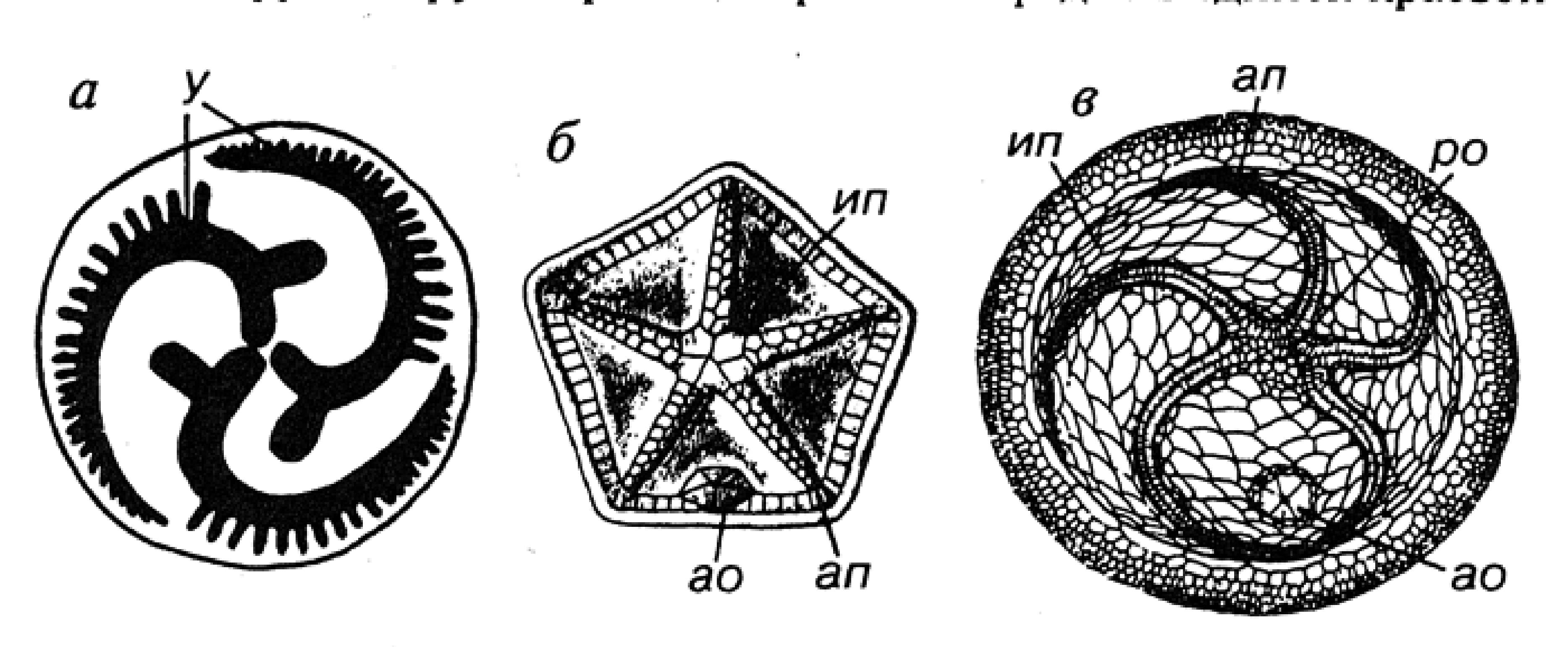


Рис. 205. Класс Edrioasteroidea (V?, Є–C_1)
а — Tribrachidium (V); *б* — Lepidodiscus (D_2–C_1); *в* — Cyathocystis (O_{2-3}). ао — анальное поле, ап — амбулакральное поле, ип — интерамбулакральное поле, ро — ротовое отверстие, у — дуговидные борозды или валики (? амбулакральные поля)

зоне (за пределами амбулакров) образуется окаймляющий пояс из наиболее мелких табличек.

В заднем интерамбулакре находилось анальное отверстие, недалеко от него располагалась гидропора, через которую поступала вода в амбулакральную систему. Амбулакральные поля состоят из двух рядов табличек, чередующихся между собой. На самих табличках либо на их границе с панцирем расположились поры для выхода амбулакральных ножек. Центральная часть амбулакрального поля представляла собой пищевой желобок и, видимо, была сверху прикрыта кроющими табличками.

Эдриоастероидеи появились в кембрии (возможно, в венде) и существовали до раннего карбона, они неподвижно лежали на дне подобно тем морским пузырям, которые имели очень короткий стебель. Возможно, к этому классу следует относить вендских Tribrachidium.

Класс Эхиноидеи. Classis Echinoidea
(греч. echinos — еж)

Морские подвижные иглокожие, мягкое тело которых заключено в панцирь. О строении панциря и основных внутренних органов морских ежей было рассказано выше (см. рис. 197).

Напомним, что ротовое отверстие морских ежей первоначально располагалось в центре нижней, а анальное — в центре верхней стороны. Панцирь ежа отделяется от ротового и анального отверстий небольшими кожистыми площадками. Ротовое отверстие окружено ротовым полем (перистом), а анальное отверстие — анальным полем (перипрокт). В строении амбулакральной, нервной, кровеносной и половой систем прослеживается пятилучевая симметрия. Панцирь морских ежей подразделяется на 5 амбулакральных и 5 интерамбулакральных полей, начинающихся от глазных и половых пластинок, сгруппированных в вершинный щиток (рис. 206). Амбулакральные поля могут состоять из простых или сложных пластинок. Простые пластинки пронизаны двумя порами; сложные пластинки возникли за счет слияния простых и несут по несколько пар пор. Интерамбулакральные поля образованы пластинками более крупными, на которых находятся бугорки для прикрепления игл. Бугорки обычно дифференцированы по размерам. В центре пластинки возвышается крупный бугорок, а вокруг него располагается кольцо мелких бугорков. С крупным бугорком сочленялась крупная игла, а ее основание было прикрыто системой мелких игл, прикрепляющихся к серии небольших бугорков. В ископаемом состоянии иглы обычно сохраняются отдельно от панциря.

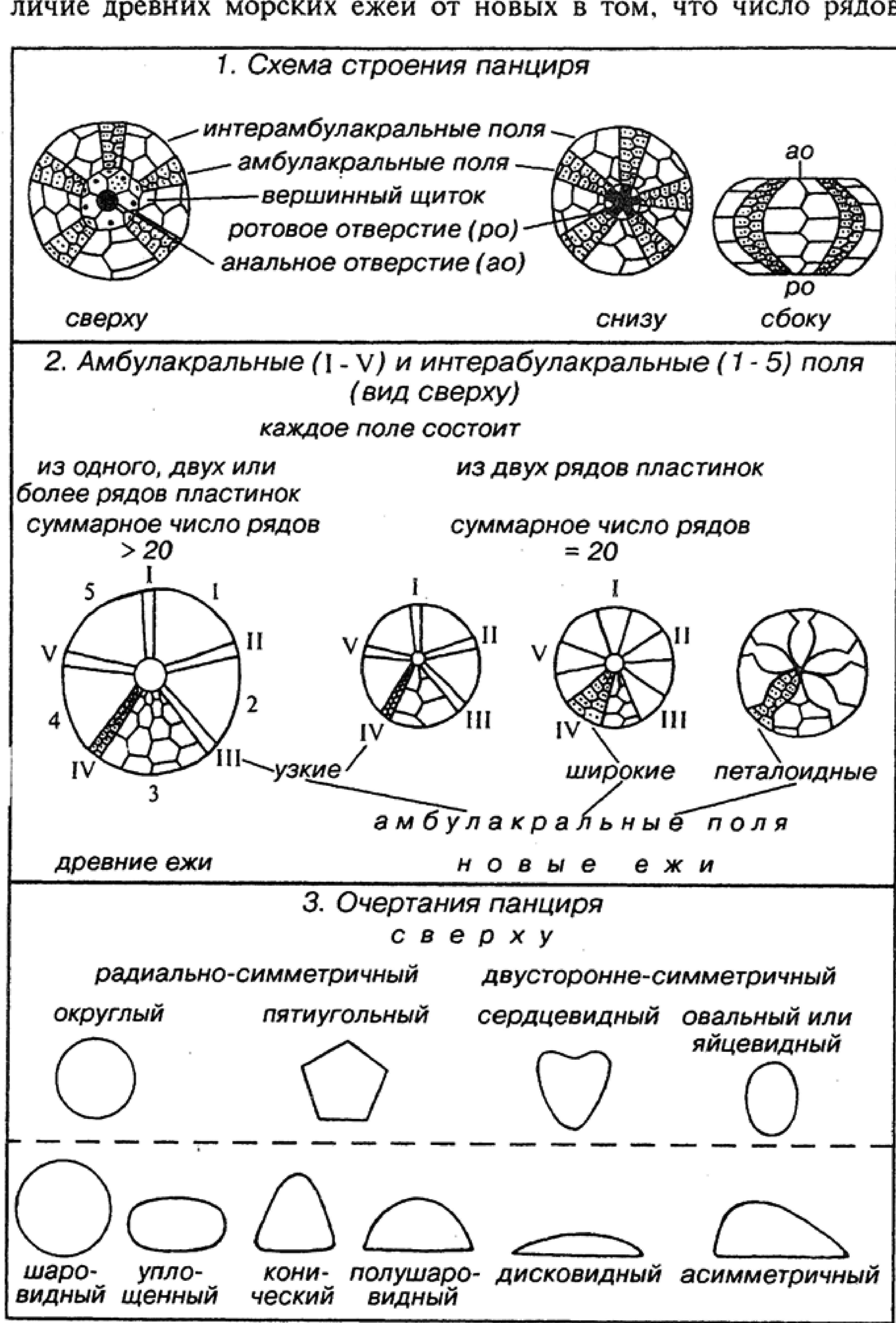
Вершинные щитки имеют различное строение. У палеозойских морских ежей 5 половых и 5 глазных пластинок подходят к анальному отверстию, вершинный щиток такого типа получил название моноциклического. У более молодых ежей вокруг анального отверстия группируются только половые пластинки, а глазные образуют второй цикл; такой тип вершинного щитка называется дициклическим. В ходе эволюции у многих ёжей анальное отверстие сместилось из центра верхней стороны панциря назад (между двумя рядами пластинок заднего интерамбулакра). При этом редуцировалась одна половая железа (гонада) и соответственно одна половая пластинка, а остальные четыре половые пластинки сомкнулись на вершине панциря на месте бывшего анального отверстия. Более мелкие глазные пластинки располагаются на стыке половых, а две задние глазные пластинки соприкасаются между собой. Таким образом сформировался компактный тип вершинного щитка. В результате его дальнейших преобразований возникли еще два типа вершинных щитков: монобазальный и удлиненный.

У монобазального вершинного щитка границы половых пластинок исчезают и центр щитка образован единой пятиугольной прободенной пластинкой (мадрепорит), по четырем углам которой находятся овальные поры для выхода половых продуктов; глазные пластинки мелкие. Во втором варианте (удлиненный, или интеркалярный, вершинный щиток) между двумя парами половых пластинок вклиниваются (интеркалируют) две глазные пластинки, в результате этого группировка пластинок приобретает вытянутый двусторонне-симметричный облик.

Наконец, благодаря отделению от основной части удлиненного вершинного щитка двух задних глазных пластинок сформировался разорванный вершинный щиток. Это обусловлено тем, что два задних амбулакра не подходят к вершине панциря, а соединяются между собой на его склоне, образуя так называемый бивиум, в противоположность трем другим амбулакрам, группирующимся в тривиум. Мадрепоровая пластинка всегда располагается вверху справа.

Классификация морских ежей основана на следующих при знаках: положение ротового и анального отверстий, строение амбулакральных и интерамбулакральных полей, тип вершинного щитка и характер симметрии. Именно у морских ежей прослеживается изменение типа симметрии и переход от симметрии пятилучевой к двусторонней. Параллельно существуют две классификации: естественная, представляющая деление морских ежей на отряды, и искусственная, сводящаяся к выделению нескольких групп без учета филогенеза.

Искусственная систематика морских ежей проста и удобна для понимания и использования. Морские ежи появились в ордовике и существуют до настоящего времени. В соответствии с этим выделяются ежи древние (O–P) и новые (T–Q). Первое отличие древних морских ежей от новых в том, что число рядов



пластинок в интерамбулакральном поле обычно больше двух, а в амбулакральном в минимуме составляет один ряд, а в максимуме свыше 15 (рис. 207). Второе отличие сводится к тому, что древние ежи имели панцирь гибкий, в одних случаях он состоял из черепицеобразно налегающих пластинок, а в других — из несоприкасающихся пластинок, сочлененных с помощью связок. Гибкий

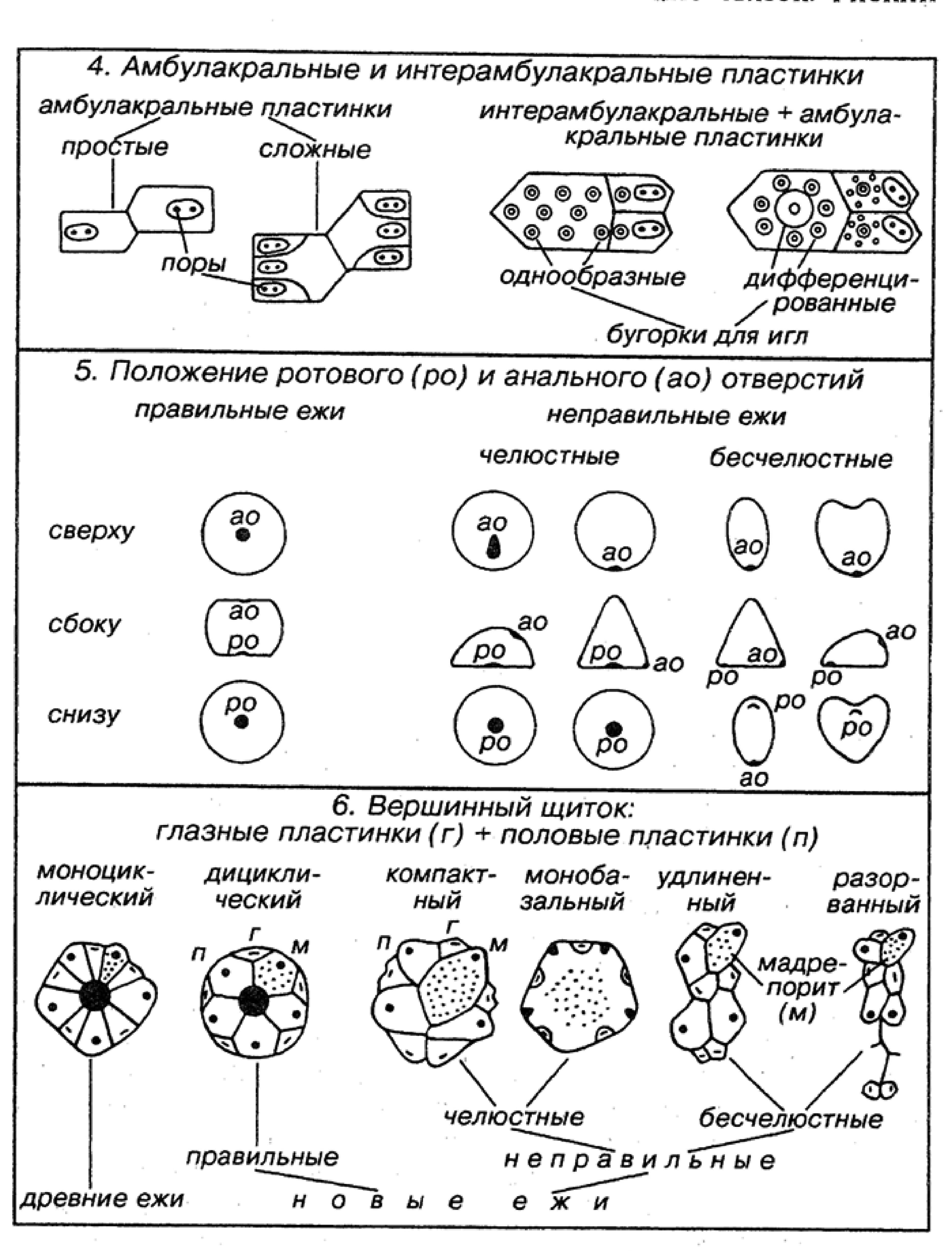


Рис. 206. Основные морфологические признаки морских ежей

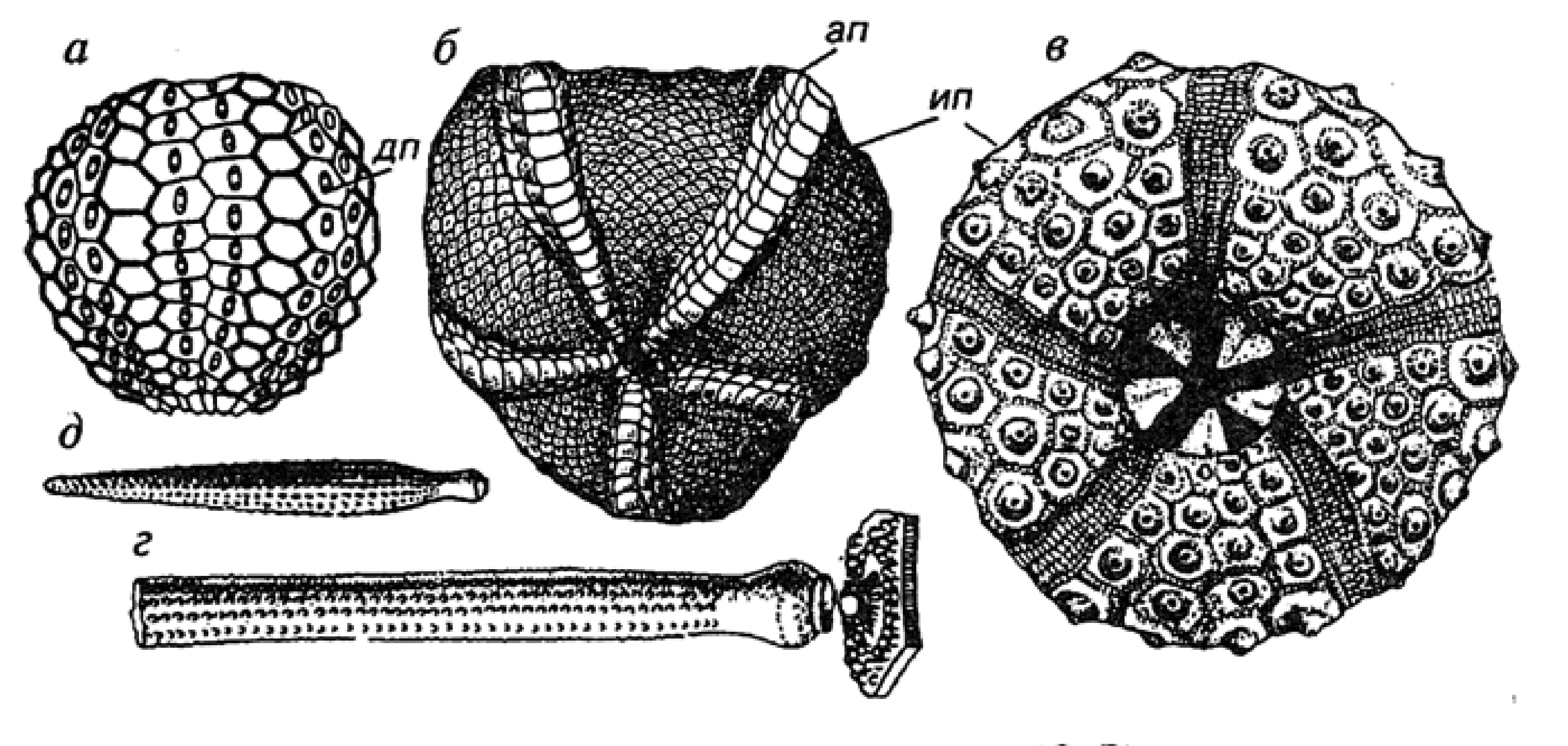


Рис. 207. Древние морские ежи (O–P)
а — Bothriocidaris (O_{2-3}), вид сбоку; *б* — Lepidesthes (D–C), вид сверху; *в* — Archaeocidaris (C_{2-3}), вид снизу; *г, д* — иглы. ап — амбулакральные поля, дп — двойные поры, ип — интерамбулакральные поля

панцирь после гибели ежа распадался на отдельные элементы и лишь в исключительных случаях мог сохраняться полностью. В современных морях существует несколько глубоководных форм с гибким панцирем, но с упорядоченным двухрядным строением полей. Древние ежи, видимо, были хищниками.

Новые морские ежи подразделяются на правильных (T–Q) и неправильных (J–Q). Для правильных морских ежей характерно центральное положение ротового и анального отверстий (см. рис. 206). Поэтому у правильных ежей вершинный щиток циклический. Они в полной мере обладают пятилучевой симметрией, имеют длинные иглы, служащие для хождения и защиты, а также вертикально расположенный аристотелев фонарь, с помощью которого собирают пищу, в первую очередь водоросли. Правильные морские ежи обитают преимущественно на скалистых грунтах.

У неправильных морских ежей смещено анальное отверстие. Эта группа разделяется на челюстных (рот остается в центре нижней стороны, аристотелев фонарь имеет наклонное положение или отсутствует) и бесчелюстных (рот смещается вперед, челюстной аппарат отсутствует). У челюстных ежей пятилучевая симметрия нарушается смещенным положением анального отверстия, а у бесчелюстных — смещенным положением ротового и анального отверстий, а также двусторонне-симметричной формой панциря — овальной или сердцевидной (см. рис. 207).

Ниже охарактеризуем естественную систематику морских ежей.

Отряд Cidaroida (S_2–Q). Панцирь шаровидный, несколько уплощенный (см. рис. 207). Ротовое отверстие было снабжено аристотелевым фонарем и располагалось в центре нижней, а

анальное — в центре верхней стороны. Амбулакральные поля узкие лентовидные, а интерамбулакральные — широкие. Амбулакральные пластинки простые. Интерамбулакральные поля сложены четырьмя рядами пластинок у палеозойских форм и двумя у мезокайнозойских. Циклический вершинный щиток двух типов: моноциклический у палеозойских и дициклический у мезокайнозойских. Пластинки срастаются в жесткий панцирь у второй, более молодой, группы и налегают друг на друга у первой. Налегание, а не срастание пластинок определяет то, что ископаемые палеозойские цидароиды чаще всего сохраняются в виде разрозненных пластинок и игл, а более молодые ископаемые ежи представлены преимущественно панцирями.

Цидароиды по сравнению с другими отрядами имеют наиболее крупные длинные иглы, за что эти ежи получили название «копьеносные». Длина крупных игл в 2–2,5 раза может превосходить размеры панциря. Иглы осуществляют не только функцию защиты (такого «дикобраза» сложно схватить и невозможно проглотить), но и участвуют в перемещении ежа по дну. Это достигается с помощью сложной системы связок, обеспечивающей подвижность игл. Некоторые мелкие иглы преобразованы в педициллярии — видоизмененные хватательные иглы, представляющие собой подвижные щипчики, приподнятые на стебельке. Педициллярии служат для защиты и предотвращения загрязнения панциря.

Отряд Diadematoida (T_3–Q). Панцирь шарообразный, значительно уплощенный с обеих сторон (рис. 208). Ротовое и анальное отверстия располагаются, как у Cidaroida, и подобно последним у диадематоид имеется вертикально расположенный аристотелев фонарь. Вершинный щиток дициклический. Амбулакральные пластинки сложные, они состоят из нескольких полупластинок, пронизанных несколькими парами пор и, кроме того, снабженных

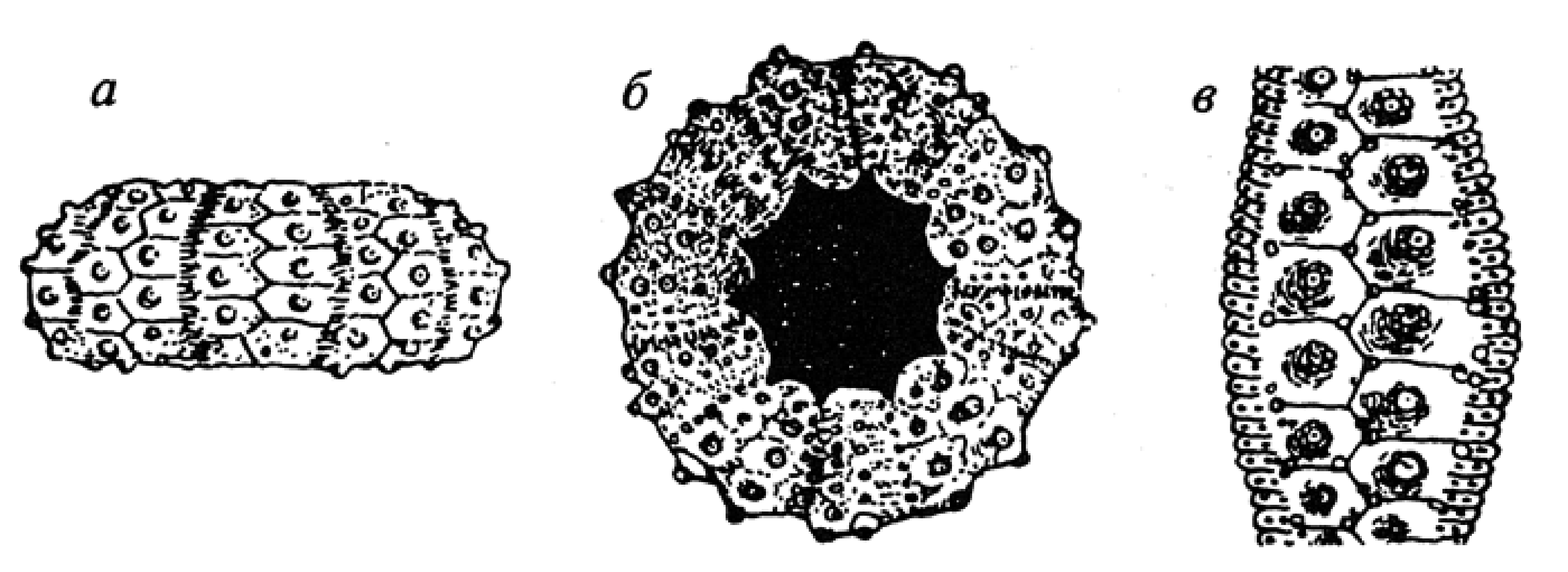


Рис. 208. Отряд Diadematoida (T_3–Q)
Pseudodiadema (J–K_1): *а*, *б* — вид сбоку и снизу, *в* — амбулакральное поле при увеличении

бугорками для игл. Амбулакральные поля очень широкие, незначительно уступающие ширине интерамбулакральных полей. Иглы менее дифференцированные, чем у цидароид, но зато располагаются и на амбулакрах и на интерамбулакрах. Длинные тонкие иглы могут иметь размер до 30 см.

Отряд Holectypoida (J–Q). Панцирь от низкой полушаровидной до конической формы с плоской нижней стороной (рис. 209). Ротовое отверстие находится в центре верхней стороны, а анальное в различной степени смещено назад. Вершинный щиток компактный, мадрепоровая пластинка резко увеличена по сравнению с остальными, иногда восстанавливается пятая половая пластинка. Амбулакры узкие, интерамбулакры более широкие. Амбулакральные пластинки в пределах одного амбулакрального поля могут быть как простые, так и сложные. У большинства родов имелся аристотелев фонарь, занимавший наклонное положение, у меньшинства челюстной аппарат отсутствовал.

В отличие от всех остальных отрядов Holectypoida представляют собой вымирающую группу, расцвет которой приходился на

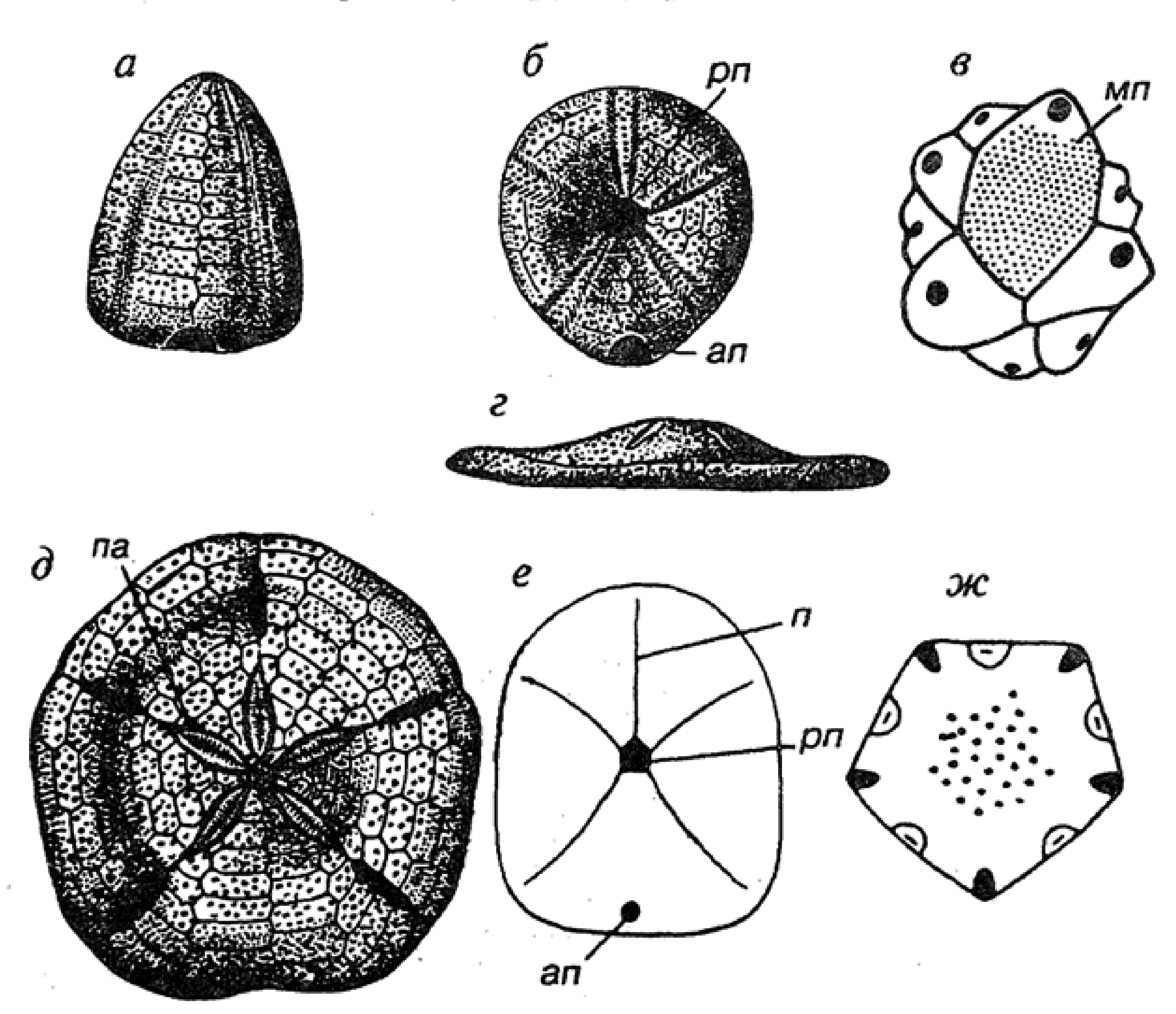


Рис. 209. Отряды Holectypoida (J–Q) и Clypeasteroida (K_2–Q)
а–в — Conulus (K_2): *а*, *б* — вид сбоку и снизу, *в* — вершинный щиток; *г–ж* — Clypeaster ($₽_2$–Q): *г*, *д* — вид сбоку и сверху, *е* — схема расположения пищевых желобков, *ж* — вершинный щиток. ап — анальное поле, мп — мадрепоровая пластинка, п — пищевые желобки, па — петалоидные амбулакры, рп — ротовое поле

юрский и меловой периоды. При общем числе родов около 30 в современных морях живут всего два.

Отряд Clypeasteroida (K_2–Q). Панцирь дисковидный с плоской или вогнутой нижней и слабовыпуклой верхней стороной. Ротовое отверстие в центре нижней стороны, а анальное отверстие преимущественно на перегибе верхней и нижней сторон (см. рис. 209). Вершинный щиток монобазальный. Клипеастероиды ведут малоподвижный образ жизни, обитая как в мягких грунтах, так и на поверхности дна, нередко они группируются на мелководье. Это, видимо, обусловило резкую дифференциацию амбулакральных ножек на нижней и верхней сторонах панциря и повлекло различие в строении амбулакральных пластинок и амбулакральных полей. На верхней стороне панциря амбулакральные поля петалоидные — лепестковидные, за пределами петалоидов они резко расширяются, превосходя у края верхней стороны ширину интерамбулакральных полей. На средней части амбулакров нижней стороны панциря располагаются простые или ветвящиеся пищевые желобки. Амбулакральные ножки на верхней стороне клипеастероид служили для дыхания и осязания, а на нижней — в первую очередь принимали участие в сборе пищи. Имелся аристотелев фонарь с наклонно, почти горизонтально ориентированными челюстями.

Внутри панциря присутствуют дополнительные скелетные структуры, видимо, обеспечивающие достаточную прочность для обитания на мелководье. Снаружи панцирь покрыт многочисленными мелкими бугорками для прикрепления маленьких игл.

Отряд Spatangoida (J–Q). Панцирь низкий или высокий двусторонне-симметричный с уплощенной нижней стороной, имеющий сверху овальное или сердцевидное очертание (рис. 210). Ротовое отверстие приближено к переднему краю, а анальное либо приурочено к границе нижней и верхней сторон, либо располагается несколько выше. Челюстной аппарат отсутствует. Вершинный щиток компактный, удлиненный или разорванный. Амбулакры петалоидные или непеталоидные, иногда три передних амбулакра сходятся на вершине панциря (тривиум), а два задних несколько смещены назад (бивиум). При наличии петалоидных амбулакров пластинки панциря имеют двойные поры в пределах петалей и одинарные за их пределами. Так как амбулакральные и интерамбулакральные поля начинаются от вершины панциря и заканчиваются около ротового отверстия, то смещение ротового отверстия вперед отразилось на укорачивании переднего амбулакра и увеличении в длину заднего интерамбулакра. Часть непарного заднего интерамбулакра, находящаяся на нижней стороне панциря, называется *пластрон*. Строение пластрона может быть

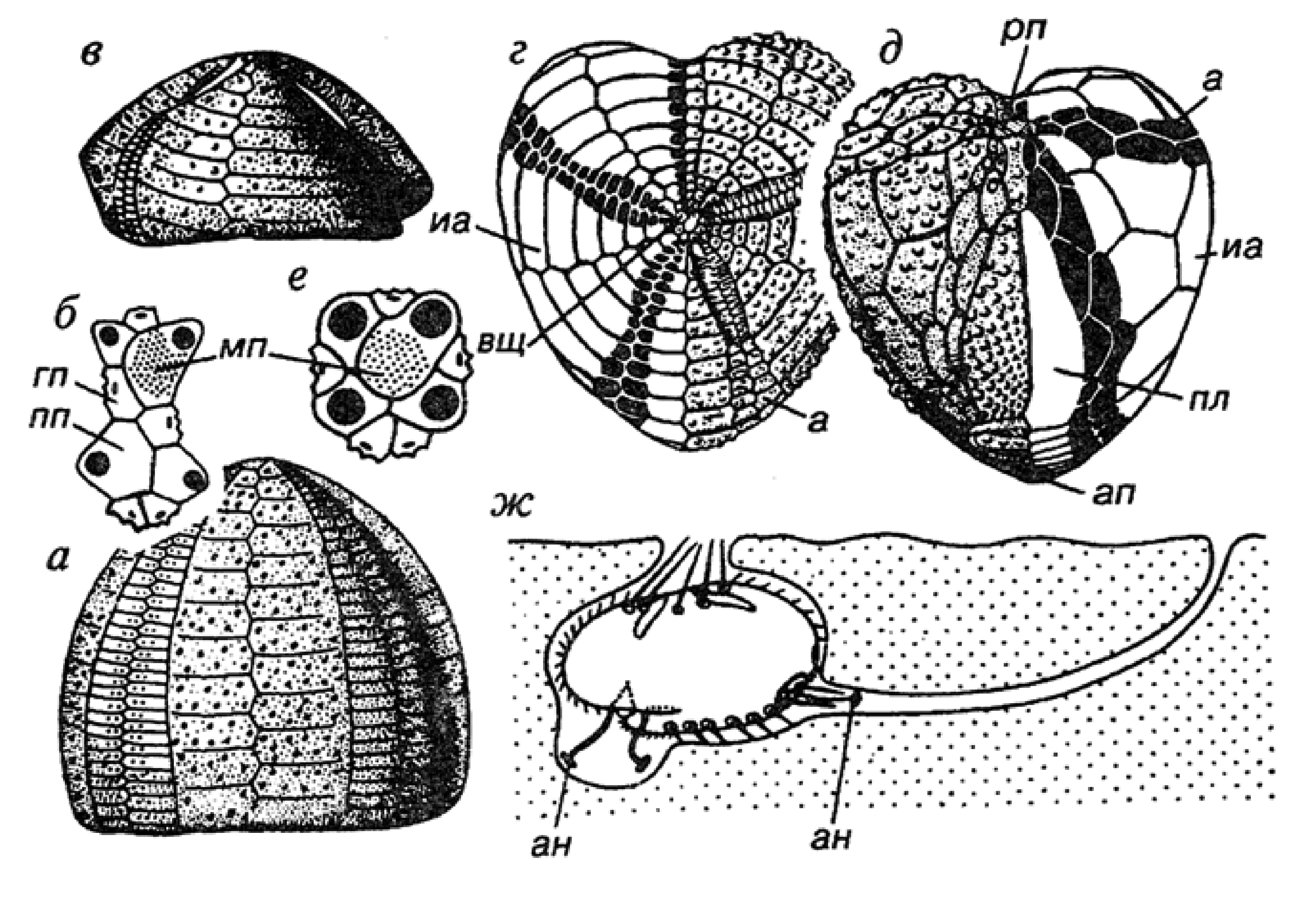


Рис. 210. Отряд Spatangoida (J–Q)
а, б — Echinocorys (K_2–P_1): *а* — вид сбоку, *б* — вершинный щиток; *в–е* — Micraster (K_2–P_1): *в* — вид сбоку, *г* — вид сверху, *д* — вид снизу, *е* — вершинный щиток; *ж* — положение ежа в норке. а — амбулакры, ан — амбулакральные ножки, ап — анальное поле, вщ — вершинный щиток, гп — глазная пластинка, иа — интерамбулакры, мп — мадрепоровая пластинка, пл — пластрон, пп — половая пластинка, рп — ротовое поле

различным. Амфистернальный тип характеризуется наличием двух крупных удлиненных пластинок, составляющих основную часть пластрона, а меридостернальный — двухрядным расположением чередующихся пластинок.

Спатангоиды обитают на мягких грунтах и ведут малоподвижный образ жизни, нередко они поселялись в норках, иногда зарывались в грунт на глубину до 20 см. Это сопряжено с утратой челюстного аппарата, смещением ротового отверстия вперед, а загребание грунта осуществляется с помощью одной или двух выступающих губ.

Класс Голотурии. Classis Holothuroidea

(греч. holothurion — морской огурец)

Голотурии, или морские огурцы, имеют цилиндрическую, веретено- или червеобразную форму тела, обладающую двусторонней, а не радиальной симметрией. Размеры голотурий изменяются от нескольких миллиметров до десятков сантиметров, гиганты достигают 2 м; средние размеры составляют 10–40 см. Ротовое

отверстие находится на переднем конце, а анальное — на заднем. Рот окружен венчиком щупалец, с помощью которых голотурии собирают пищу; кишечник, подобно другим иглокожим, образует петлю. Три радиальных канала с амбулакральными ножками группируются ближе к брюшной стороне (тривиум), а два оставшихся располагаются на спинной стороне (бивиум). Амбулакральные ножки брюшной стороны выполняют функцию передвижения, а ножки спинной стороны — газообмена и осязания. Тело голотурий покрыто кожицей, содержащей мельчайшие известковые элементы — склериты. Форма склеритов чрезвычайно разнообразна (рис. 211), среди них наблюдаются пористые круглые, овальные, гладкие и с различными выростами, игольчатые (спикулоподобные) и т.д. Склериты могут сохраняться в ископаемом состоянии, они классифицируются по форме и подразделяются на искусственные группировки. Подобным образом группируются и членики морских лилий, о чем говорилось выше.

Голотурии преимущественно детритофаги, обитающие на различных глубинах, вплоть до абиссальных, они ведут бентосный или пелагический образ жизни, среди бентосных имеются и зарывающиеся и передвигающиеся по дну. Сбор пищи происходит с помощью приротовых щупалец, представляющих собой видоизмененные амбулакральные ножки; некоторые формы пропускают через кишечник грунт. Съедобные голотурии называются *трепанги.*

Голотурии, видимо, появились в раннем палеозое, хотя достоверные склериты этих животных известны с девона. Можно ожидать, что некоторые микроскопические известковые образования неясного систематического положения в дальнейшем будут отнесены к элементам кожного скелета голотурий.

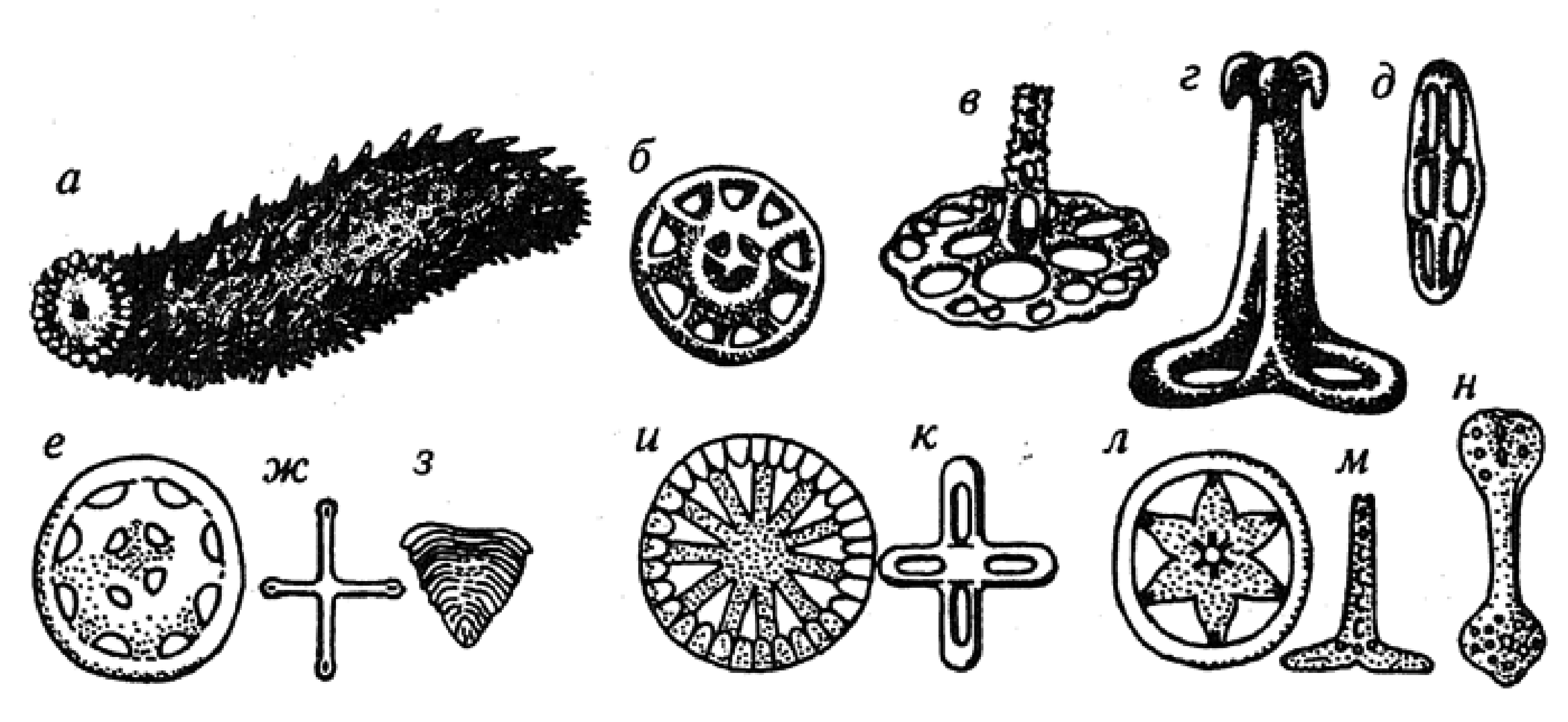


Рис. 211. Класс Holothuroidea (D–Q)
а — общий вид; *б–н* — склериты голотурий: современных (*б–д*), каменноугольных (*е–з*), юрских (*и*, *к*) и палеогеновых (*л–н*)

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ. PHYLUM HEMICHORDATA

(греч. hemi — полу-, половина; chorde — струна)

Одиночные и колониальные трехслойные вторичноротые организмы. Над передним концом пищеварительного тракта в районе глотки имеется образование, получившее название *нотохорд*, или *стомохорд*. Это послужило основой для обособления небольшого по объему типа полухордовых. К нему относятся три класса: Enteropneusta (кишечнодышащие), Pterobranchia (крыложаберные) и Graptolithina (граптолиты). Кишечнодышащие, к которым принадлежит современный Balanoglossus, не сохраняются в ископаемом состоянии. Находки крыложаберных известны в отложениях ордовика, мела и палеогена. Для палеонтологии чрезвычайно важен вымерший класс Graptolithina ($Є_2$–C).

Граптолиты имеют черты сходства с некоторыми крыложаберными, с одним из представителей которого — родом Rhabdopleura — познакомимся ниже (рис. 212). Он представляет собой колонию из очень мелких зооидов (менее 1 мм), на переднем конце которых имеются перистые руки с щупальцами; у их основания находится ротовое отверстие. Зооиды заключены в теки — цилиндрические органические трубочки. Теки состоят из узких лентовидных полуколец, соединенных зигзагообразным швом. Начальная часть тек располагается горизонтально, а средняя и

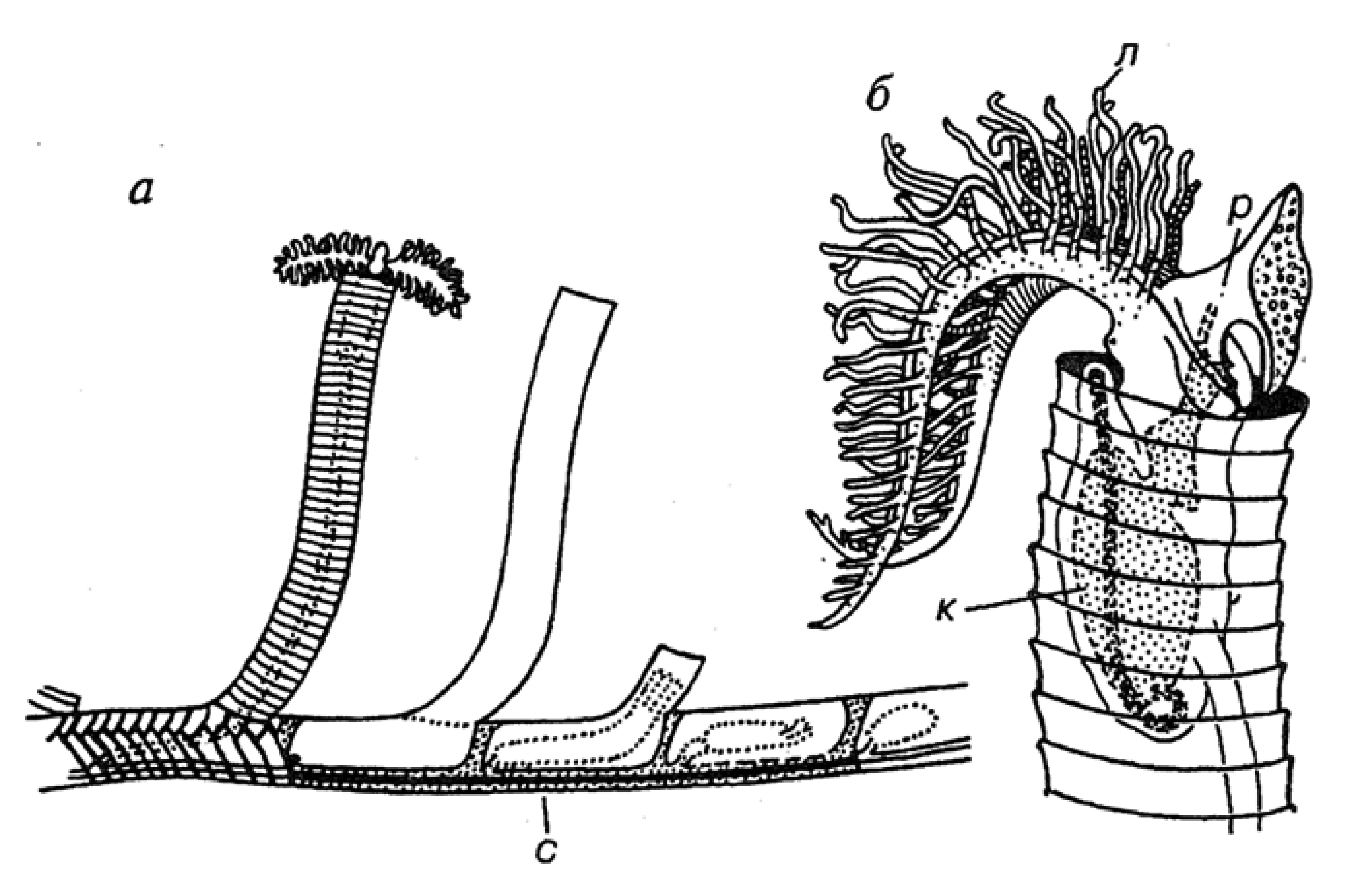


Рис. 212. Класс Pterobranchia (O, K, ₽–Q)
а — схема строения современной колонии Rhabdopleura; *б* — схема строения зооида.
к — кишечник, л — лофофор, р — рот, с — столон

конечная — приподнимаются над субстратом. Внутри горизонтальной трубки проходит стержень — столон. Новый зооид развивается из почки, ему предшествует растворение участка стенки теки. Такой способ почкования, сопровождающийся прорывом стенки, получил название *перфорирующее почкование.*

Класс Граптолиты. Classis Graptolithina

(греч. graptos — начертанный, нарисованный; lithos — камень)

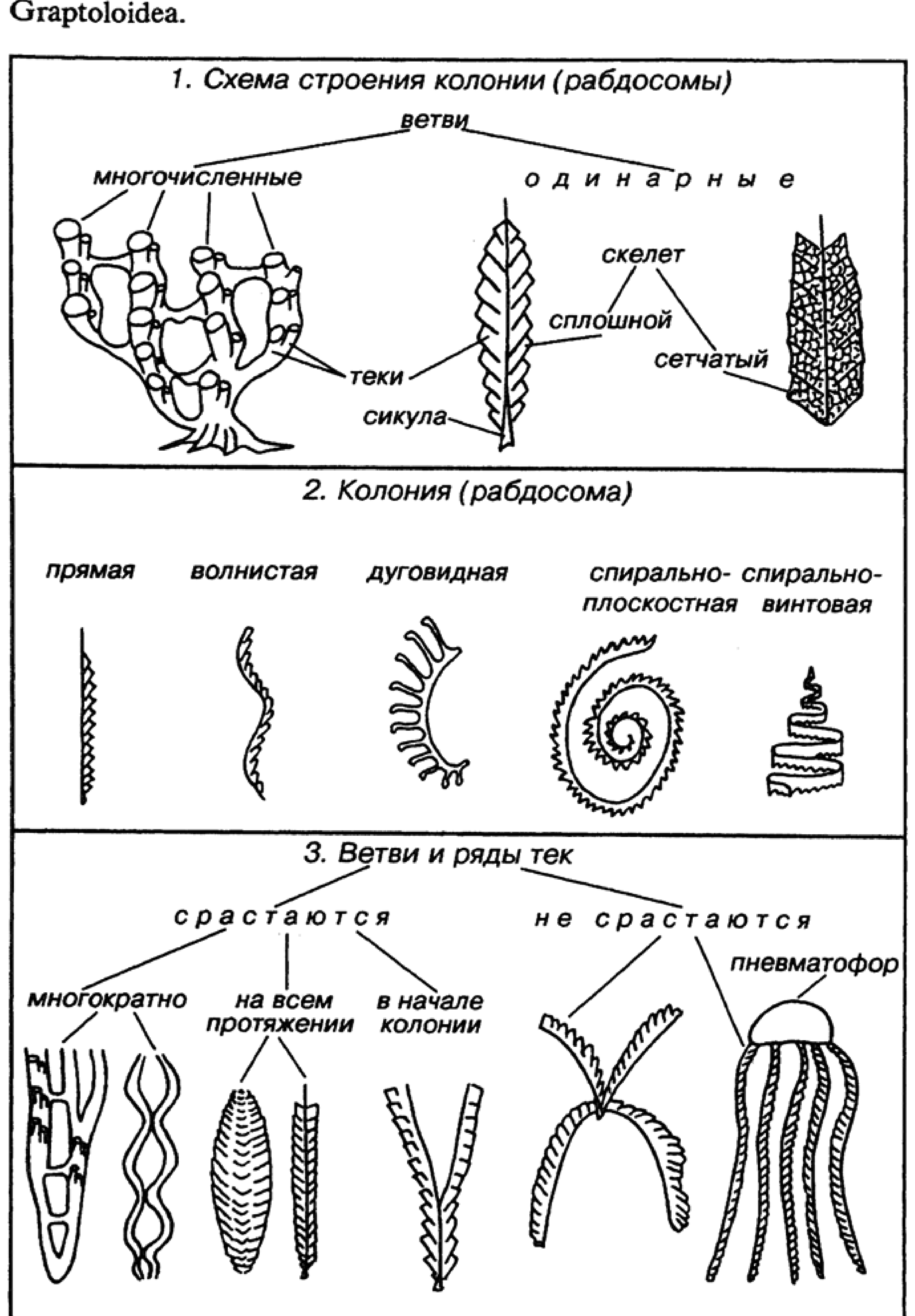
Вымершие колониальные организмы, имеющие склеропротеиновый скелет. По химическому составу это полимеры белка, хотя внешне скелет напоминает хитин — полимеры углеводов. Скелет сплошной, в редких случаях он образован скелетными волокнами, создающими сетчатый каркас. Колонии граптолитов называются *рабдосома*, они достаточно разнообразны по форме (рис. 213). Среди них различают сетчатые и несетчатые, а также древовидные колонии. Рабдосома состоит из большого числа ячеек — тек, имеющих цилиндрическую, коническую, крючко- или клювовидную форму. Обычно колония построена одинаковыми теками, но иногда их форма изменяется в процессе роста. Кроме того, у некоторых граптолитов наблюдаются пучки тек: диады и триады тек (автотеки, битеки и столотеки). Они отличаются по форме и выполняли различные функции.

Первая ячейка колонии называется *сикула.* Она имеет узкоконическую форму и заканчивается на открытом конце длинным шипом. От сикулы в результате перфорирующего почкования возникает следующая ячейка, устье которой может быть обращено в ту же сторону, что и устье сикулы, либо в противоположную сторону.

Граптолиты были морскими организмами. Они прикреплялись к дну либо обитали в толще воды (рис. 214). О планктонном образе жизни свидетельствуют находки воздушного пузыря — пневматофора. Некоторые колонии прикреплялись к каким-либо плавающим объектам (псевдопланктон). Находки граптолитов приурочены преимущественно к глинистым сланцам, реже они встречаются в песчаниках и известняках. При массовом скоплении граптолитов порода получила название «граптолитовые сланцы».

Таксономический ранг граптолитов и их положение в системе животного мира дискуссионны. Их включали в качестве самостоятельного класса в тип книдарии либо понижали ранг и относили к гидроидным полипам; существовало предположение о близости граптолитов и мшанок. Достаточно давно было высказано мнение о сходстве граптолитов и крыложаберных. Эти группы сближает состав скелета (склеропротеиновый), строение тек

(зигзагообразно сочетающиеся лентовидные полукольца) и перфорирующее почкование. Общность в строении крыложаберных и граптолитов позволила отнести последних к типу Hemichordata. Класс граптолитов разделяется на два подкласса: Stereostolonata и Graptoloidea.



Подкласс Стереостолонаты. Subclassis Stereostolonata

(греч. stereos — пространственный; лат. stolo — отросток)

В этом подклассе наиболее важен *отряд Dendrida* ($Є_3$–C), представленный древовидными или сетчатыми колониями. Форма колоний преимущественно веерообразная от уплощенной до воронкообразной. Древовидные колонии образуются двумя способами:

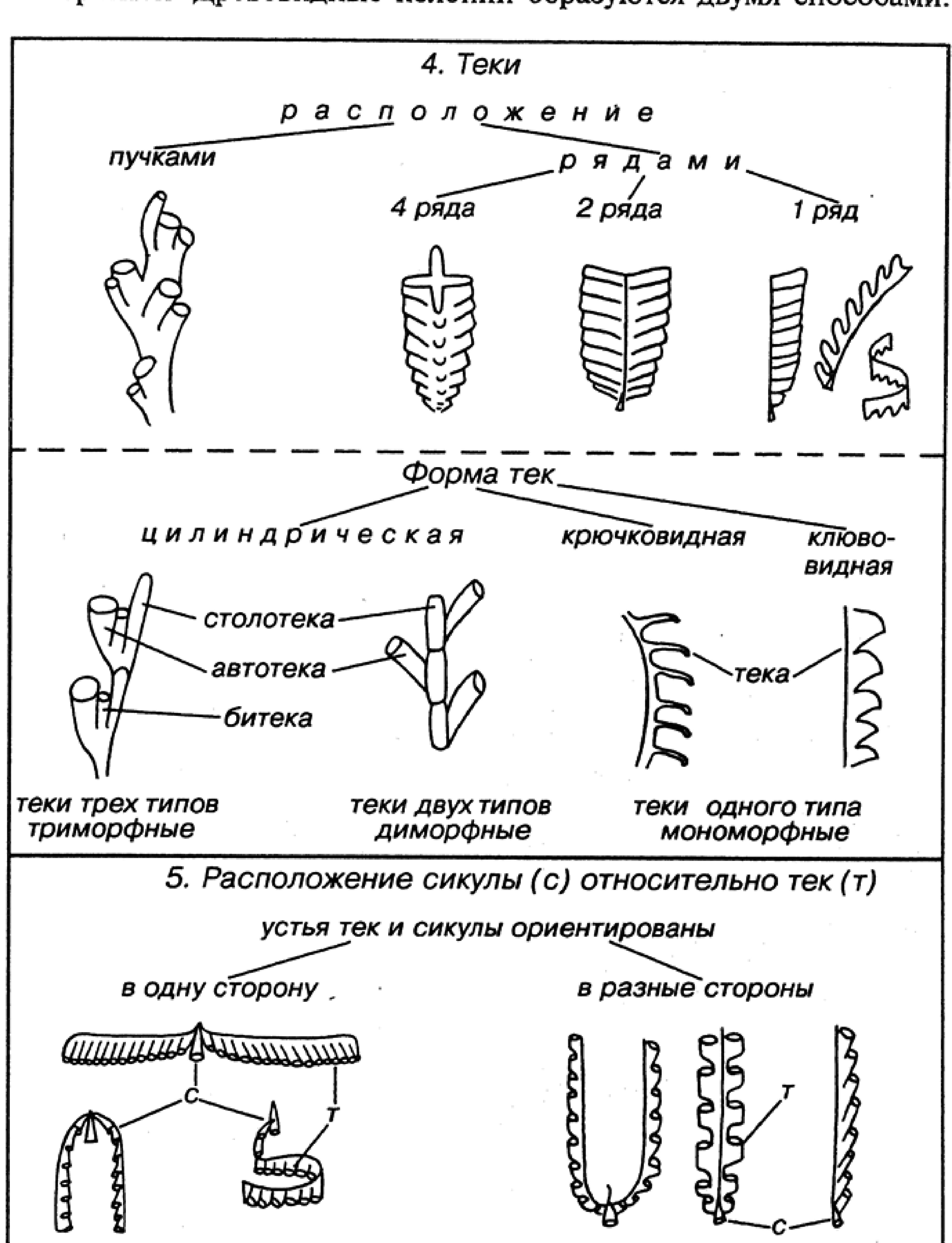


Рис. 213. Основные морфологические признаки граптолитов

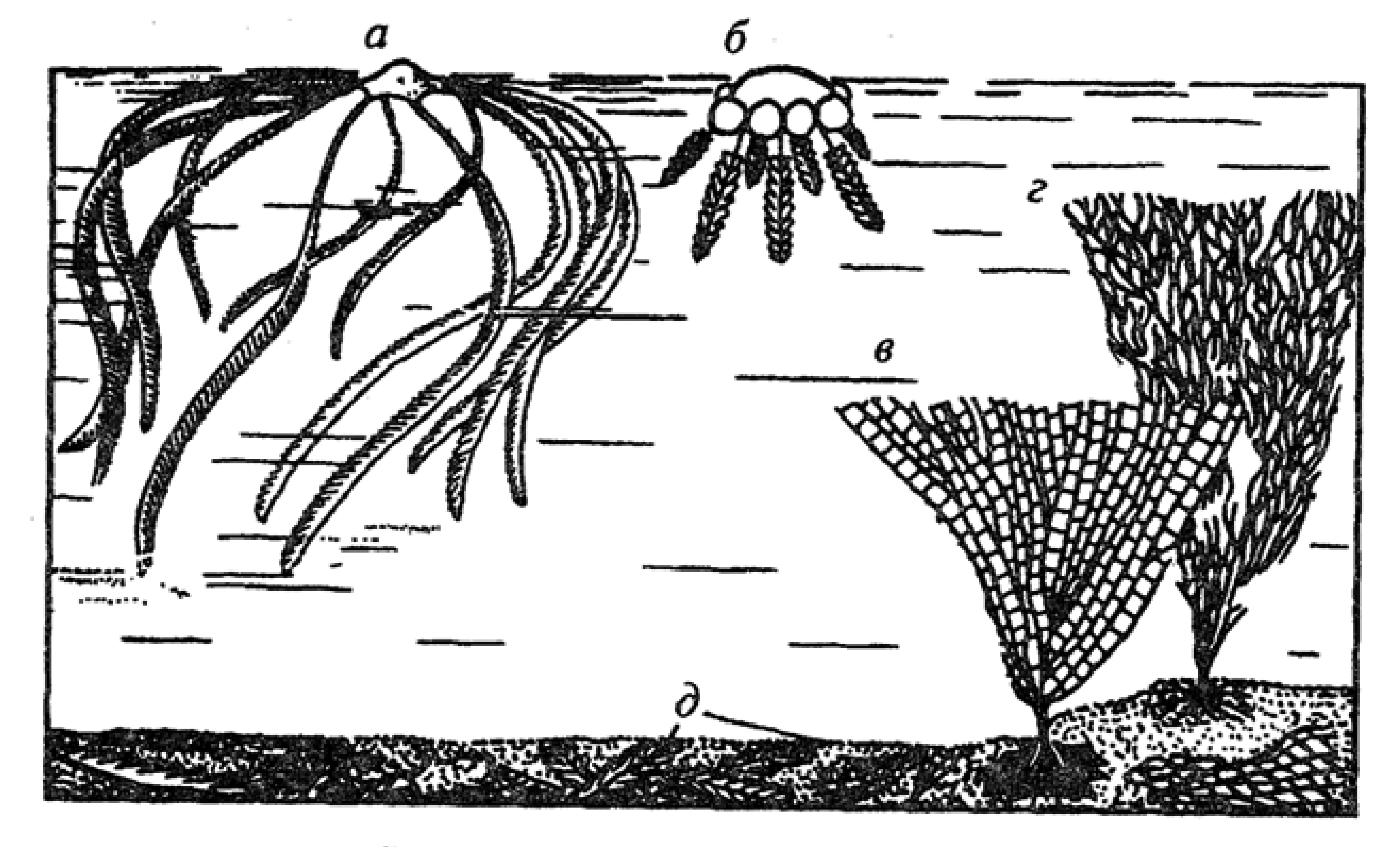


Рис. 214. Образ жизни граптолитов
а, *б* — планктон; *в*, *г* — бентос; *д* — остатки планктонных и бентосных колоний граптолитов

либо многочисленные дихотомически ветвящиеся прямые ветви соединяются короткими поперечными перемычками, либо соединение происходит за счет соприкосновения изгибающихся ветвей (рис. 215). Колонии полиморфные, образованные триадами тек.

Рис. 215. Подкласс Stereostolonata (Є$_2$–C)
а–в — отряд Dendrida (Є$_3$–C): *а* — Dictyonema (Є$_3$–C$_1$), внешний вид дихотомически ветвящейся колонии, *б* — строение ветвей, *в* — схема строения начальной части колонии. а — автотеки, *б* — битеки, с — столотеки, ск — начальная ячейка — сикула, т — триада тек, у — устье сикулы

Столотеки расположены в один ряд, они дают начало автотекам и битекам. Автотеки крупнее, чем битеки, видимо, в них находились женские особи или особи, которые питают колонию, а в битеках — мужские (см. рис. 215).

Формы прикрепленные бентосные, планктонные, а иногда псевдопланктонные

Подкласс Граптолоидеи. Subclassis Graptoloidea

(греч. graptos — начертанный, нарисованный; lithos — камень)

Колонии не древовидные. Они образованы прямыми, изогнутыми или спиральнозавитыми ветвями с одной или двумя рядами тек. У одной группы ветви на всем протяжении либо только в начале колонии срастались (рис. 216). Устья сикулы и последующих тек у таких колоний обращены в одну сторону. У другой группы граптолитов ветви имеют более разнообразную форму,

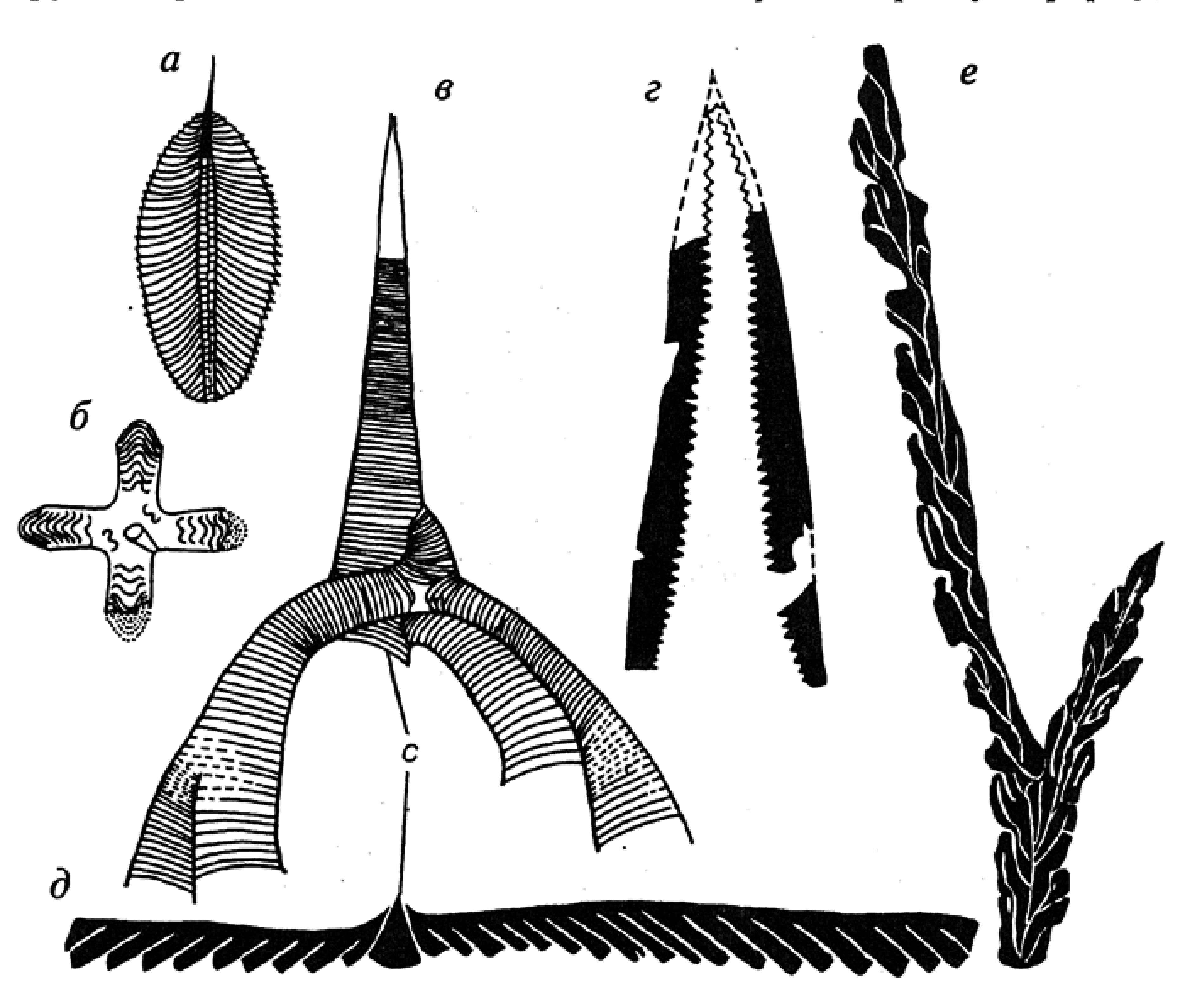


Рис. 216. Подкласс Graptoloidea (O–D_1)
а, б — Phyllograptus (O_1): *а* — вид сбоку, *б* — вид сверху; *в, г* — Didymograptus (O_{1-2}): *в* — начальная часть колонии, *г* — отпечаток полной колонии; *д* — Expansograptus (O_1); *е* — Dicranograptus (O_{2-3}). с — сикула

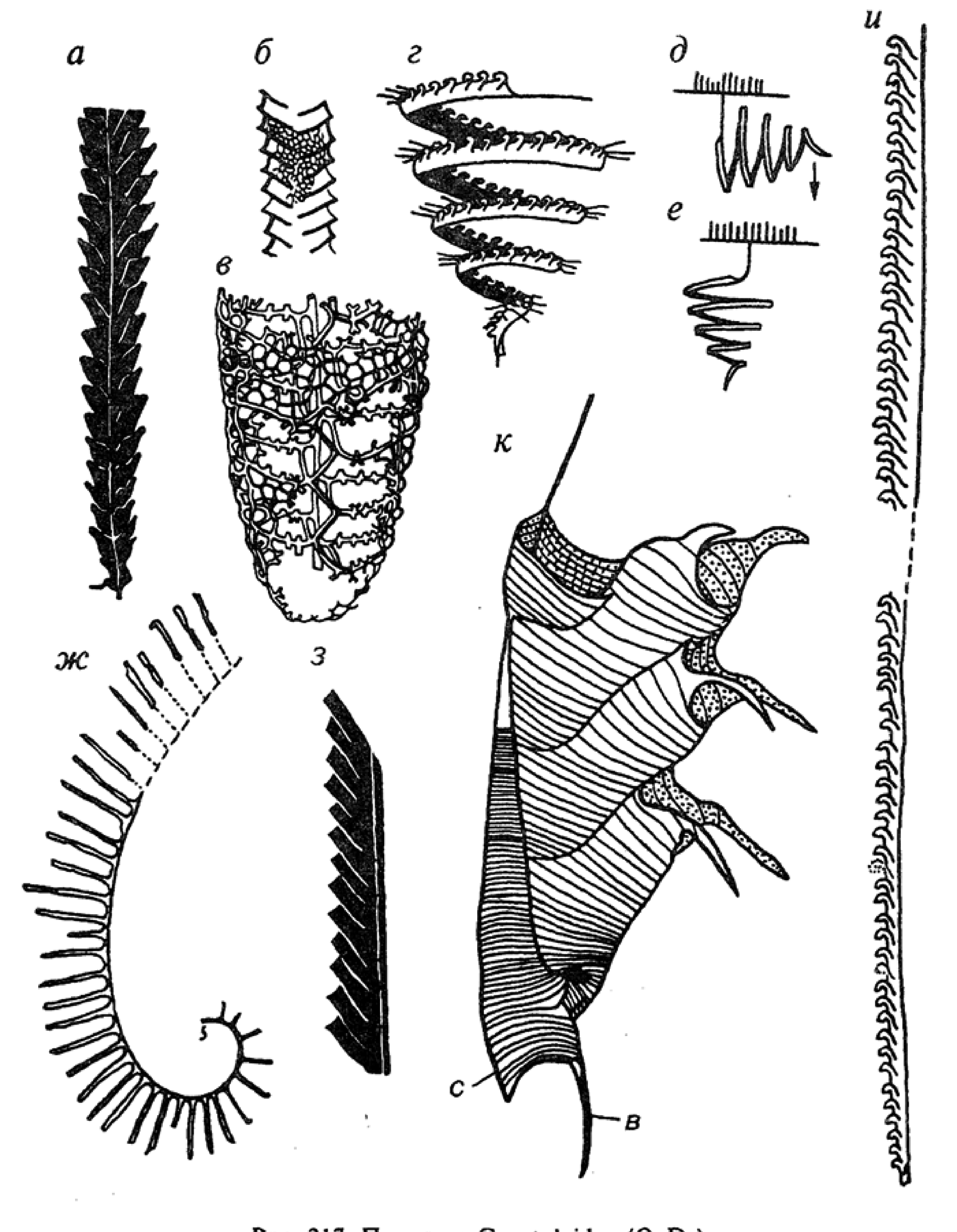


Рис. 217. Подкласс Graptoloidea (O–D_1)

а — Diplograptus (O–S_1); *б, в* — Retiolites (S_1): *б* — внешний вид, *в* — схема строения сетчатого скелета; *г–е* — Spirograptus (S_1): *г* — внешний вид, *д, е* — схема прикрепления; *ж* — Rastrites (S_1); *з* — Pristiograptus (S); *и, к* — Monograptus (S–D_1): *и* — внешний вид, *к* — начальная часть колонии. в — виргелла, с — сикула

ветви не срастаются, теки располагаются в один или два ряда и устье сикулы и последующих тек ориентированы в противоположные стороны. К этой группе принадлежат своеобразные граптолиты с сетчатым, а не сплошным каркасом тек (рис. 217).

Две названные группы длительное время рассматривались в ранге отрядов: первая группа — Axonolipa (безосные), а вторая — Axonophora (осевые). Сейчас установлено, что такое деление искусственно и от него пришлось отказаться.

Граптолоидеи вели планктонный и псевдопланктонный образ жизни. Они жили с ордовика до раннего девона, их находки встречаются почти повсеместно.

?ТИП ХОРДОВЫЕ. PHYLUM CHORDATA

Класс Конодонты. Classis Conodonti

(лат. conus — конус; греч. odus, odontos — зуб)

В 1856 г. русский палеонтолог Христиан Пандер описал ископаемые микроскопические зубовидные образования, которые он назвал *конодонты*. С тех пор свыше ста лет систематическое положение вымерших морских организмов ($Є_2$–T), к которым принадлежали конодонты, является предметом дискуссии.

В настоящее время детально изучена морфология конодонтов. Они представляют собой микроскопические образования (от долей миллиметра до 1 мм, редко до 3–5 мм). По составу это фосфат кальция, формула близка к апатиту, достаточно сложна. Цвет конодонтов преимущественно янтарный, хотя может изменяться от светло-желтого через желто-коричневый, темно-коричневый к темно-серому, черному, молочно-белому. Изменение окраски происходило под воздействием температуры диагенеза.

По строению конодонты разделяются на простые и сложные, а сложные в свою очередь подразделяются на стержневидные, листовидные и платформенные (рис. 218). Простые конодонты имеют роговидную форму; у них выделяется собственно зубец и основание с базальной полостью, выпуклая сторона называется наружной, а вогнутая — внутренней. Простые конодонты дали начало стержне- и листовидным.

Вариации стержневидных элементов разнообразны, но во всех случаях имеется пластинка с зубчатым краем. Один из зубцов главный, с базальной плоскостью или базальной ямкой в основании. По наклону главного зубца (назад) устанавливается передний и задний концы и соответственно передняя и задняя ветви стержневого элемента. Даже если главный зубец морфологически не выражен, его положение фиксируется по базальной ямке или базальной полости.

Для обозначения разновидностей стержневидных элементов используют латинские символы:

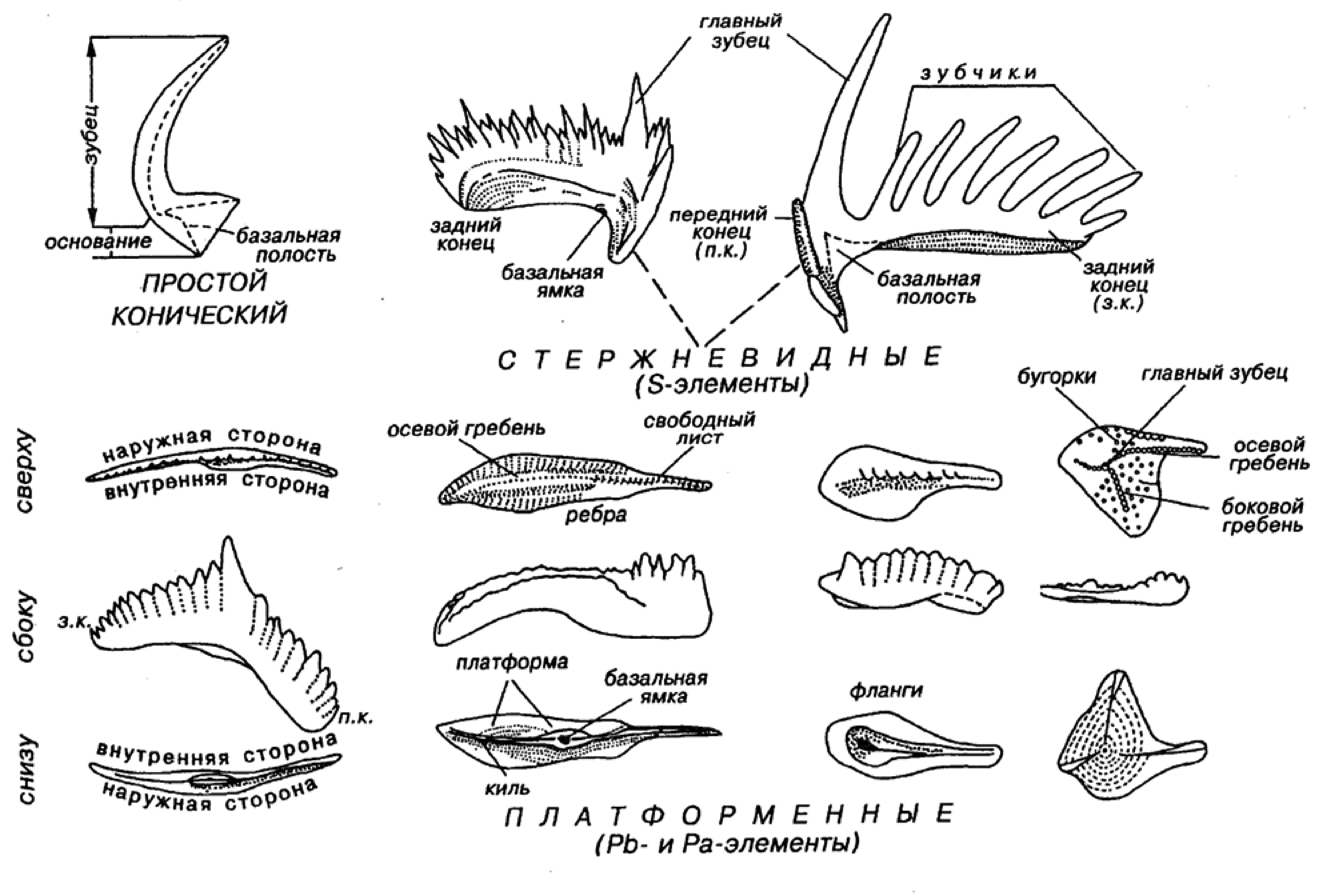


Рис. 218. Морфология конодонтов

M — киркообразный элемент, главный зубец которого располагается на переднем конце и продолжается вниз, давая антизубец;

Sa — симметричный элемент с двумя или тремя боковыми отростками;

Sb, Sc, Sd — асимметричные пилообразные элементы с различно отогнутыми отростками.

Листовидные элементы похожи на стержневидные, но в отличие от них обычно имеют большую высоту нижней незубчатой части пластинки (лист) по отношению к верхней зубчатой части. По бокам листовидных конодонтов могли возникать валики, расширялось основание и появлялась платформа, представляющая собой площадку в основании. Поэтому платформенный конодонт состоит из двух основных частей: горизонтальный элемент — платформа и вертикальный — лист. Естественно, что эта ориентировка не отражает прижизненное положение конодонтовых элементов в теле конодонтоносителя.

Платформенные конодонты значительно разнообразнее, чем стержневидные (см. рис. 218). Платформа может изменяться от очень узкой до широкой. Она в различной степени асимметрична, более выпуклая сторона является наружной, а противоположная — внутренней. На наружной стороне листовидная часть платформенного конодонта приподнята в виде осевого гребня, выступая на переднем конце за пределы платформы (свободный лист).

Осевой гребень имеет главный зубец, морфологически отличающийся или не отличающийся от остальных зубцов. С нижней стороны под главным зубцом всегда располагается базальная полость или базальная ямка. Очертания гребня и форма зубцов лучше видны сбоку. Помимо осевого гребня могут присутствовать дополнительные боковые гребни. По краям платформы иногда выделяются дополнительные лопасти. Поверхность платформы гладкая или несет ребра, гребни, бугорки, иногда наблюдается сочетание названных элементов. Нередко ребра прерываются в центральной части (парапеты).

На нижней стороне конодонта от базальной ямки или базальной полости протягивается киль, изредка имеются дополнительные кили и обособленные фланги. Для девонских платформенных конодонтов характерны базальная ямка и киль, у каменноугольных и пермских — появляется широкая базальная полость, а у триасовых притупляется киль.

По строению нижней стороны платформенные конодонты подразделяются на планатные и скафатные. У планатных форм платформа и ее основание плоские, имеется базальная ямка или небольшая базальная полость. У скафатных форм платформа приподнятая, выпуклая, ее основание вогнутое, имеется глубокая базальная полость.

Функциональное значение конодонтовых элементов и их расположение в теле конодонтоносителя обсуждались и продолжают обсуждаться до сегодняшнего дня. Предложены различные реконструкции системы конодонтовых элементов, так называемых конодонтовых аппаратов. Конодонтовые элементы стержневидные (парные и непарные), платформенные (только парные) располагались в головном отделе животного двусторонне-симметрично. В передней части концентрировались разнообразные стержневидные элементы (M, Sa, Sb, Sc, Sd) с зубцами, направленными назад, а в задней части аппарата находились платформенные элементы двух типов (Pa и Pb). У второго типа Pb основу составляет листовидный элемент различной формы, а платформа только намечена. Функциональное значение конодонтов в общих чертах представляется ясным. Скорее всего конодонтовый аппарат использовался для захвата и перетирания пищи. Правда, трудно объяснить свойственную конодонтам полосчатость, свидетельствующую о росте конодонтов внутри мягкого тела.

Конодонты существовали с кембрия до триаса. В последние годы они приобрели большое значение для стратификации отложений и корреляции различно удаленных регионов. Это обусловлено несколькими причинами. Конодонты встречаются в любых типах осадочных пород морского происхождения, они быстро изменялись во времени, относительно легко определяются комплексы конодонтов и, наконец, благодаря микроскопическим размерам обнаруживаются даже в небольшом объеме породы.

В кембрии встречены только простые конодонты, для которых предложены различные реконструкции конодонтового аппарата. В ордовике существовали как простые конические, так и сложные стержневидные конодонты. Платформенные конодонты появляются с силура и в интервале силур — триас встречались совместно стержневидные и платформенные элементы, что особенно типично для девона и карбона. В перми и триасе число стержневидных конодонтов уменьшается. Для стратиграфии наибольшее значение имеют платформенные элементы, так как они быстро изменялись и поэтому используются не только для ярусного, но и для более дробного зонального деления.

Важен и другой аспект использования конодонтов в качестве показателя палеотемператур. Исследования конодонтов из нефтегазоносных районов Аппалачей показали, что существует несомненная связь окраски конодонтов и различных нефтегазопроявлений. В лабораторных условиях был поставлен эксперимент и показано, что под воздействием температур конодонты меняют окраску. На основании этого эксперимента получили последовательный ряд конодонтов различной окраски (табл. 4). В Аппалачах были обна-

Таблица 4

Изменение окраски конодонтов от степени метаморфизма пород (Treatise ..., W, 1981; Петросянц, Овнатанова, 1985)

Индекс окраски конодонтов (ИОК)	Цвет конодонтов	Температура, °С	Тип скопления
1	светло-желтый, прозрачный	50—80	газ
1,5	подобный, светло-желтый	50—90	газ
2	желто-коричневый	60—140	нефть
3	темно-коричневый	110—200	конденсат
4	темно-коричневый, пятнистый	190—300	газ
5	темно-серый, почти черный	300—480	газ
6	черный с белесостью	360—550	углеводороды разрушаются, нельзя ожидать углеводородных скоплений
7	белый молочный	480—720	
8	белый молочный, опоковидный	800	

ружены скопления только типов 1–3. Прогнозирование перспективных площадей на нефть и газ целесообразно сочетать с предварительным изучением площадного распространения конодонтов определенной окраски в пределах первых пяти типов. При температурах от 360 до 550° происходит разрушение углеводородов, и конодонты с ИОК (индекс окраски конодонтов) от 6 до 8 свидетельствуют о невозможности формирования газовых месторождений.

Изучение конодонтов проводится по формальным видам и родам, так как латинские названия даются для отдельных элементов, хотя эти элементы составляют только часть конодонтового аппарата. Различные группировки таких видов и родов являются искусственными и систематика конодонтовых элементов, подобно членикам стеблей морских лилий и другим дискретным остаткам ископаемых, также искусственна. Поэтому для отдельных конодонтовых элементов было бы более правильным использование номенклатуры формальных таксонов: турмы, субтурмы и т.д.

Естественное положение конодонтовых элементов можно наблюдать чрезвычайно редко, в тех уникальных случаях, когда встречаются скопления конодонтов на отпечатках. Единичные известные естественные конодонтовые аппараты дополняются более или менее надежными реконструкциями, о чем говорилось выше. Представление о естественной системе и филогении конодонтофорид могут дать только виды и роды конодонтовых аппаратов, так называемые мультиэлементные роды и виды. Итак, до последнего

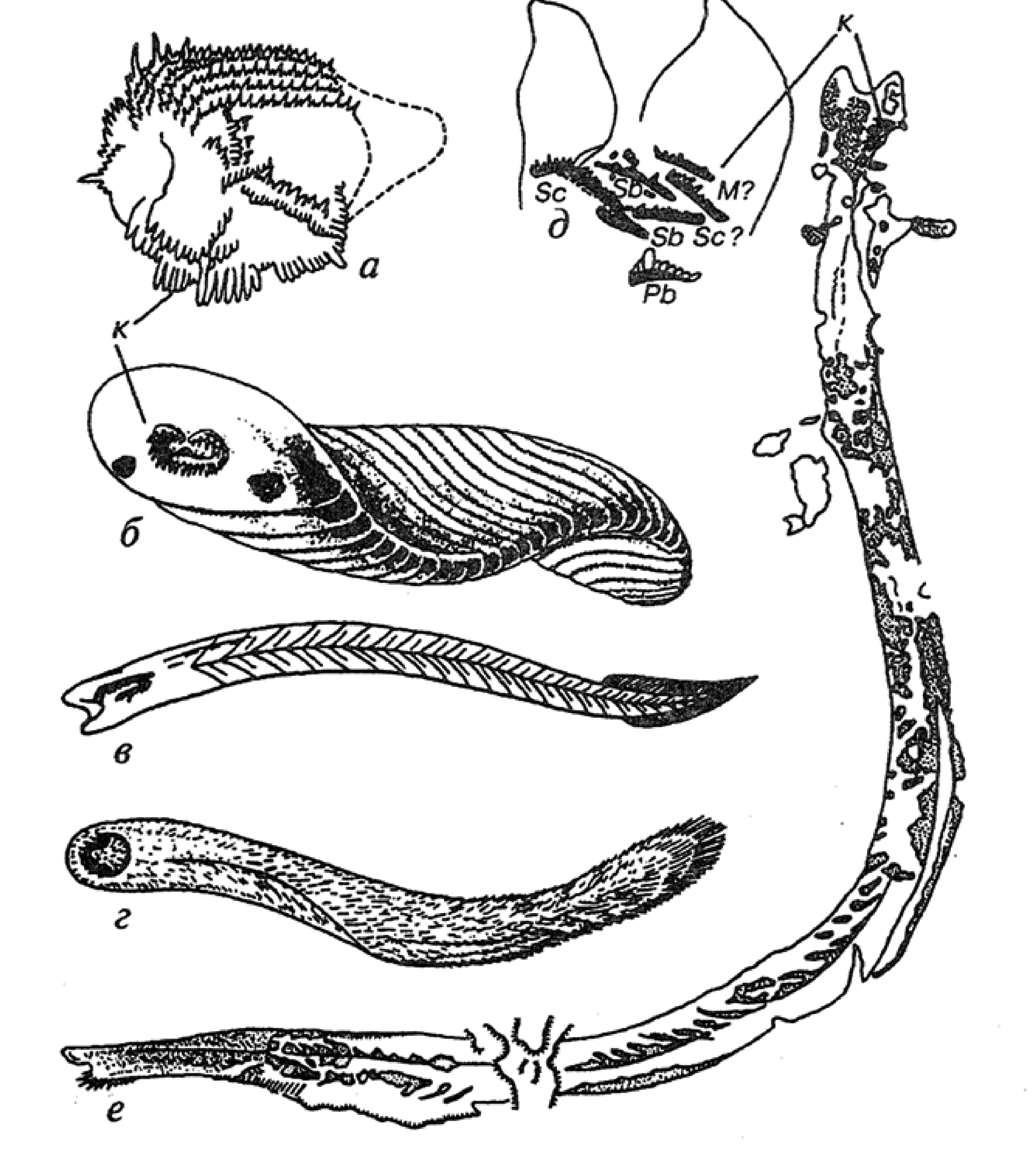


Рис. 219. Конодонтоносители: *а–г* — предполагаемые, *д, е* — реальный (Briggs, Clarkson, Aldridge, 1983; Benton, 1987; Gould, 1989)
а, г — реконструкции расположения конодонтов и их носителей; *д, е* —отпечаток конодонтоносителя в нижнекаменноугольных породах Шотландии. к — конодонты: M, Pb, Sc, Sb — символы конодонтовых элементов

времени конодонты были представлены только зубовидными элементами и облик животного, которому они принадлежали, был неизвестен. Поэтому сенсацию вызвало недавнее опубликование в шведском журнале фотографии, на которой изображено само животное — конодонтоноситель (Briggs et al., 1983). Сфотографированный образец представляет собой отпечаток (и противоотпечаток), происходящий из отложений нижнего карбона Шотландии. Конодонтоноситель имел червеобразное тело небольших размеров — до 4 см в длину (рис. 219). На переднем конце, что лучше

видно на увеличенном фрагменте головного отдела, сконцентрирована серия разнообразных конодонтовых элементов (конодонтовый аппарат). На заднем конце располагался хвостовой и, видимо, два боковых плавника. Никаких остатков хорды не обнаружено.

Конодонты близки к так называемым щетинкочелюстным (хетогнаты), которые широко распространены в современных морских бассейнах. Они имеют удлиненное прозрачное тело (морские стрелки), составляющее в длину от 0,5 до 10 см. На его переднем конце располагаются две группы щетинок, выполняющих функцию захвата пищи, преимущественно фораминифер. Форма тела морских стрелок и их размеры близки к тому, что обнаружено у конодонтоносителя. Однако у хетогнат не были встречены конодонтовые элементы, и это препятствует рассмотрению конодонтов и хетогнат в составе одного типа.

ТИП ХОРДОВЫЕ. PHYLUM CHORDATA

(греч. chorde — струна)

Хордовые являются трехслойными вторичноротыми животными. Они имеют хорду, которая представляет собой уникальный опорно-двигательный аппарат, подобно которому нет ни в одном типе животного мира. Это продольный спинной тяж энтодермального происхождения, состоящий из сильновакуолизированных клеток. Спецификой клеток хорды является гипертрофированное развитие множества вакуолей, заполненных лимфоподобной жидкостью; при этом ядро клетки смещается к периферии. Вакуолизированные клетки окружены чехлом, состоящим из одного–двух слоев эластичной ткани. Хорда образуется на стадии эмбриона за счет отшнуровывания ее от верхней части первичной кишки.

Хорда обладает упругостью, которая обеспечивается за счет внутриклеточного давления вакуолизированных клеток, подобно тому как это происходит в листовых пластинках растений. Упругая хорда вместе с туловищной мускулатурой осуществляет волнообразное движение тела (двигательная функция). Вторая функция хорды — опорная: она является стержнем, вокруг которого формируется осевой скелет. Впоследствии хорда вытесняется позвонками разной степени окостенения, которые продолжают выполнять ее функции. Если сама хорда — сплошное, несегментированное образование, то вытесняющие ее позвонки представляют собой отдельные сегменты мезодермального происхождения.

У некоторых низших форм (бесчелюстные, круглоротые, а также двоякодышащие, цельноголовые и осетровые рыбы) хорда присутствует в течение всей жизни; у остальных она имеется только у эмбрионов.

В строении хордовых ярко проявляется метамерность, т.е. продольная множественность одинаковых структур: позвонков, ребер, продольно-сегментированных мышц, чешуй, нескольких пар жаберных отверстий и т.д. У эмбрионов метамерность проявляется при заложении черепа.

Хордовые имеют общего предка с иглокожими и полухордовыми из класса кишечнодышащих. Особенно много общего с последними: эмбриогенез, строение жаберного аппарата, наличие спинного нервного ствола, метамерность. Древнейшие остатки хордовых известны из среднего кембрия.

В рассматриваемом типе выделяют три подтипа: оболочники, бесчерепные и позвоночные. Между собой они резко отличаются на взрослой стадии, но имеют общие характерные черты в эмбриогенезе (хорда и нервная трубка). Тело современных оболочников — Tunicata — имеет хрящевидную или студенистую оболочку (тунику). Среди них есть одиночные и колониальные формы. Длина одиночных изменяется от 0,1 мм до 30 см, а размер колоний может достигать 4 м и более. Асцидии и некоторые другие оболочники ведут прикрепленный бентосный образ жизни, но большинство, например сальпы, огнетелки, бочоночники, аппендикулярии, являются свободноплавающими. Проблематичные оболочники описаны из позднего силура Шотландии. Поздний силур?, современность.

У современных представителей подтипа бесчерепных — Acrania (греч. a, an — отрицание; cranion — череп) — тело напоминает малька рыб, сильно сплющенного с боков. Характерным представителем подтипа является ланцетник, которого можно рассматривать как модель строения хордовых (рис. 220). У ланцетника (род Amphioxus) вдоль спинной стороны протягивается нервная трубка, ниже ее хорда, а под ней располагается пищеварительная трубка, имеющая переднее (рот) и заднее (анус) отверстия. Пищеварительная трубка в передней части прободена многочисленными жаберными щелями. Метамерность мускулатуры развита на всем протяжении тела. Гонады и выделительные железы также метамерны. Головной отдел не обособлен, поэтому отсутствует череп, что и определило название подтипа — Acrania. Ланцетник ведет бентосный образ жизни, погружаясь задним концом в грунт, другие бесчерепные — свободноплавающие. Длина тела достигает 7,5 см. В ископаемом состоянии бесчерепные не обнаружены, хотя,

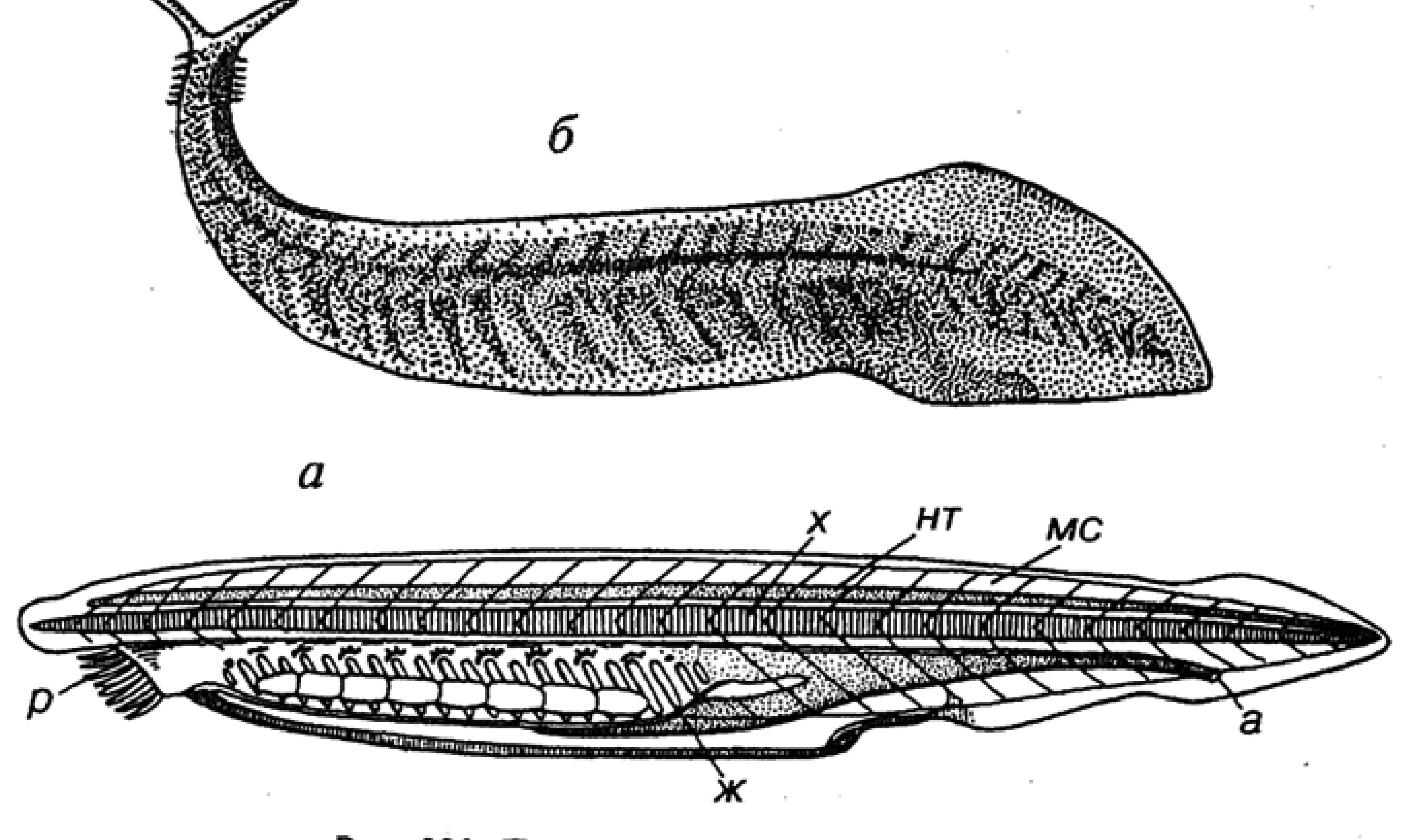


Рис. 220. Примитивные хордовые животные
а — схема строения ланцетника; *б* — Pikaia ($Є_2$), первое известное хордовое, сланцы Бёрджес (Gould, 1989). а — анальное отверстие, ж — жаберные щели, мс — мускульные сегменты, нт — нервная трубка, р — рот, х — хорда

возможно, именно к этому подтипу следует отнести уникальную находку среднекембрийского бесскелетного хордового, обнаруженного в сланцах Бёрджес в Канаде. У этой формы заметны черты типа хордовых: зигзагообразная мускулатура и спинная структура — нотохорд (см. рис. 220).

Подтип Позвоночные — Vertebrata — отличается от подтипов Tunicata и Acrania прежде всего развитием позвоночного столба и черепной коробки. Поздний кембрий — современность.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ. SUBPHYLUM VERTEBRATA

(лат. vertebrae — позвонок)

В названии подтипа отражена основная особенность строения позвоночных, отличающая их от других подтипов: наличие в осевом скелете позвонков. Не менее важно присутствие черепной коробки (с этим связано второе название подтипа Craniata). Способ образования и морфология позвонков различаются у разных групп позвоночных.

Отдельный позвонок состоит из тела позвонка и верхней дуги с тремя остистыми (костными) отростками. Тело позвонка отсутствует только у атланта — первого шейного позвонка. Верхние дуги охватывают спинномозговой канал. Поверхности сочленения

тел позвонков могут быть двояковогнутыми (амфицельные), вогнутые спереди и выпуклые сзади или наоборот (процельные и опистоцельные); седловидные (гетероцельные) и плоские (платицельные). Первые характерны для рыб, встречаются у земноводных, пресмыкающихся и у древних птиц, вторые — седловидные — известны только у птиц, последние — платицельные — специфичны для млекопитающих, реже они развиваются у пресмыкающихся. В эволюции позвоночных наблюдается дифференциация позвонков и расчленение позвоночного столба на отделы. У рыб имеется только два отдела: туловищный и хвостовой; у земноводных — четыре: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой; у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих число отделов равно пяти: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой.

Внутренний скелет (эндоскелет) позвоночных кроме осевого скелета (хорда, позвоночный столб, ребра, грудина) включает скелет головы и пояса конечностей: плечевой и тазовый, к которым прикрепляются конечности. Состав внутреннего скелета позвоночных может изменяться от полностью органического (хрящевого) до минерально-органического (костного) со всеми переходами между ними. Хрящ образован только соединительной тканью, а кость имеет также минеральную составляющую, представленную карбонатами и фосфатами кальция. Наружный скелет (экзоскелет) позвоночных более разнообразен. К нему относятся чешуи, перья, волосы, рога, когти, пластины и щитки. Иногда кожные кости (они не имеют хрящевых предшественников) срастаются с костями внутреннего скелета, образуя конструкции в виде панцирей черепах и плечевых поясов четвероногих.

Наличие челюстей или их отсутствие положено в основу разделения подтипа позвоночных на два инфратипа: бесчелюстные и челюстноротые.

Сложность и высокий уровень организации позвоночных проявляются не только в строении скелета, но и в морфофизиологических системах мягкого тела, а также в поведении животных. И хотя из множества известных функциональных систем у позвоночных появляется только одна новая — лимфатическая, однако следует подчеркнуть, что остальные системы, например нервная, кровеносная и пищеварительная, достигают большой степени сложности.

Уровень организации позвоночных четко определяется по отсутствию или наличию зародышевых оболочек. В соответствии с этим признаком среди них выделяют две группы: анамнии и амниоты (Anamnia, Amniota). У анамний (греч. a, an — отрицание; amnion — околозародышевой пузырь) отсутствуют зароды-

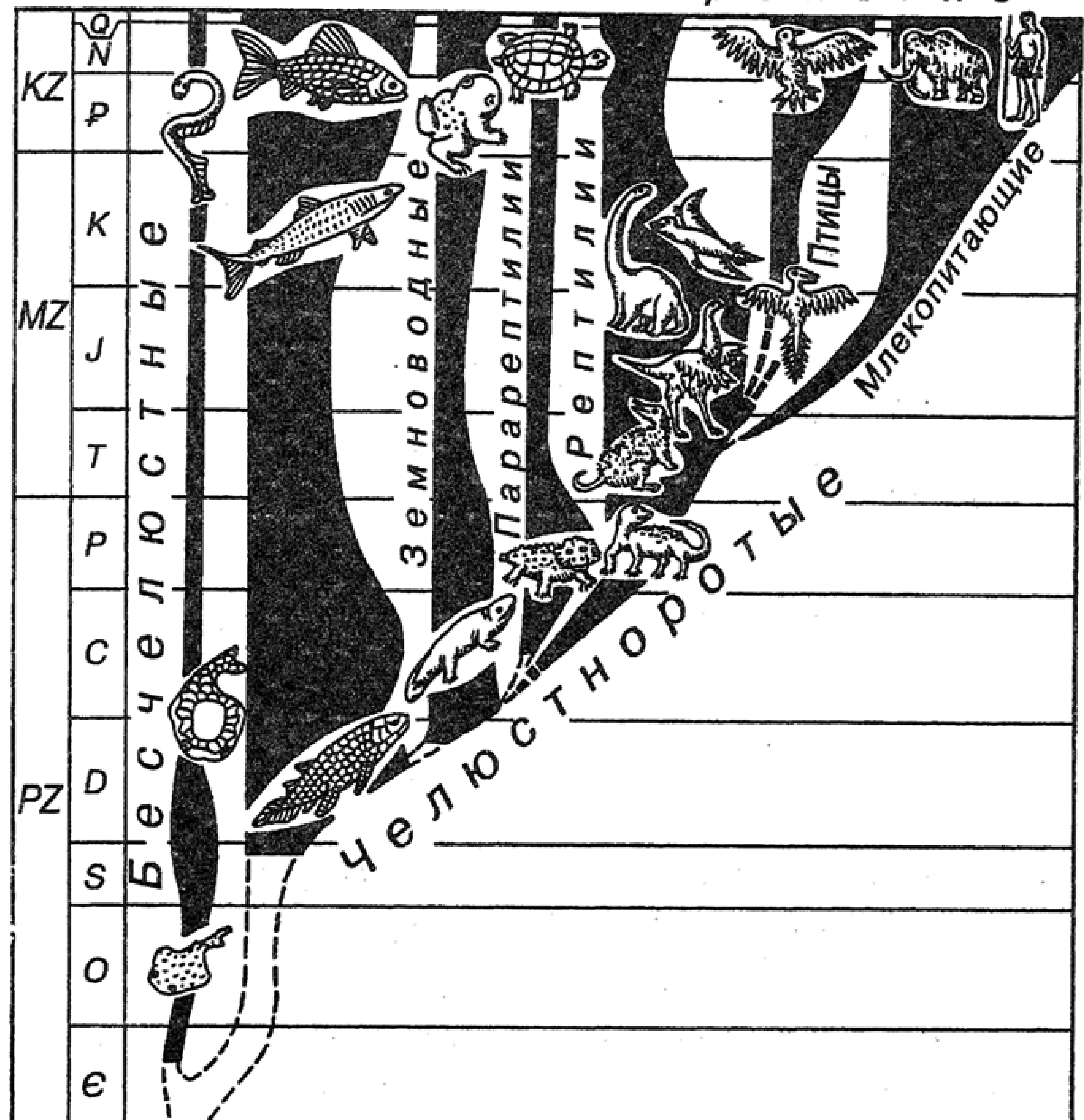


Рис. 221. Геохронологическое распространение позвоночных

шевые оболочки. К ним относят из бесчелюстных — круглоротых, а из челюстноротых — рыб и земноводных. У амниот в отличие от анамний имеется сложная система зародышевых оболочек. К ним принадлежат парарептилии, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Анамнии и амниоты отличаются и по образу жизни: первые тесно связаны с водой (первичноводные), вторые с сушей и реже с водой (вторичноводные).

Позвоночные освоили все среды обитания: наземную, водную и воздушную (рис. 221). Они подразделяются на два инфратипа: бесчелюстные — Agnatha ($Є_3$–Q) и челюстноротые — Gnathostomi (S_2–Q).

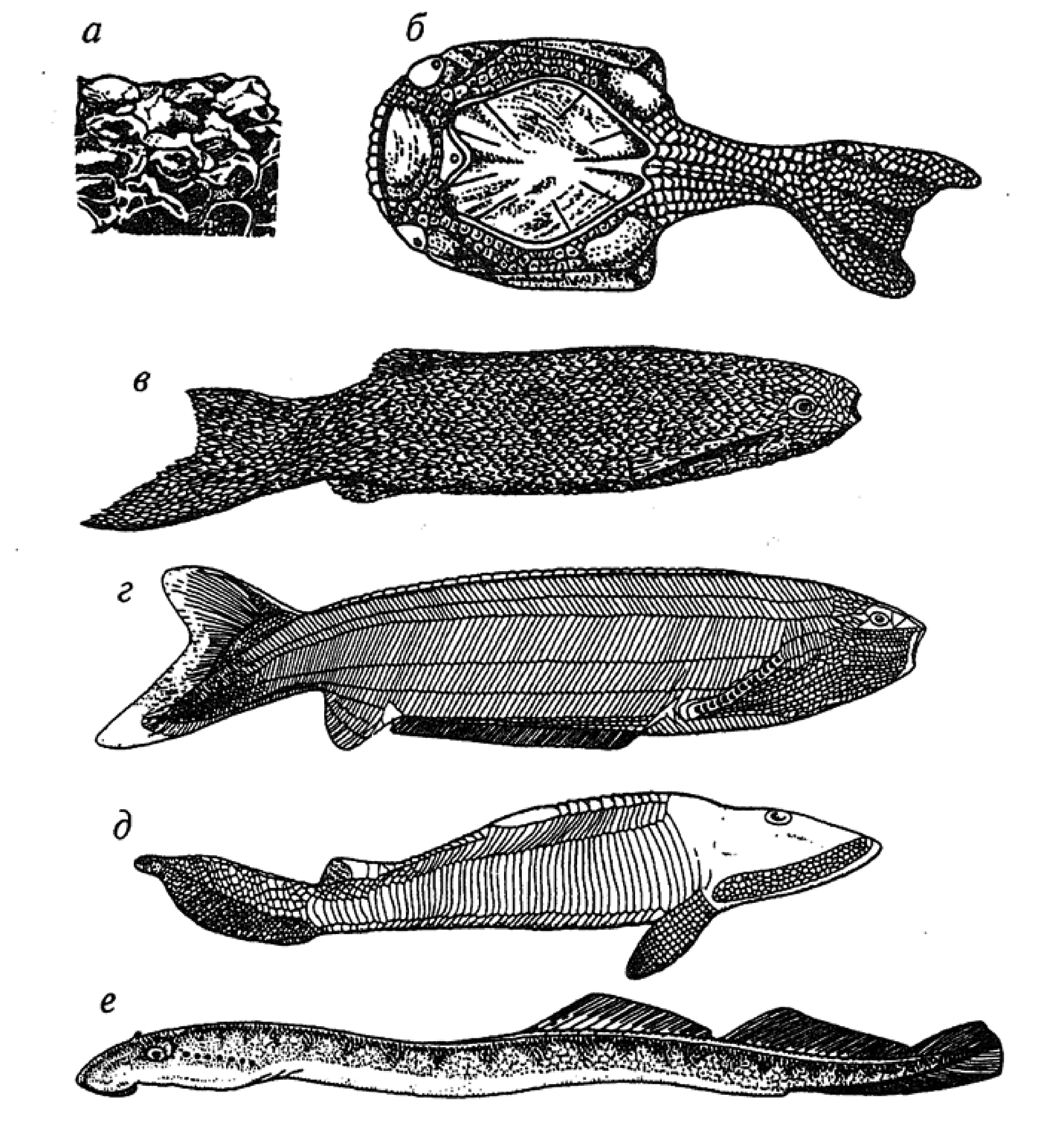


Рис. 222. Классы Diplorhina (*а–в*) и Monorhina (*г–е*)
а, *б* — подкласс Heterostraci ($Є_3$–D): *а* — Anatolepis ($Є_3$), кожная пластинка с чешуей, *б* — Drepanaspis (D_1); *в* — подкласс Thelodonti (O–D_1), Phlebolepis (S_2); *г* — подкласс Anaspida (S_2–D), Pharyngolepis (D_1); *д* — подкласс Osteostraci (S_2–D), Hemicyclaspis (D_1); *е* — подкласс Cyclostomi (C–Q), минога (?C–Q)

ИНФРАТИП БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ. INFRAPHYLUM AGNATHA

(греч. а, an — отрицание; gnathos — челюсть)

Бесчелюстные примитивнее челюстноротых. У них отсутствуют челюсти; хорда развита на протяжении всей жизни; внутренний скелет хрящевой. Отсутствие челюстей привело к тому, что рот стал выполнять только всасывающую–сосущую функцию. Внешний вид бесчелюстных сходен с рыбами. Одни из них напоминают

скатов, другие удлинены, как угорь, облик третьих подобен облику обычных рыб (рис. 222). Но в отличие от рыб у них нет челюстей; как правило, отсутствуют парные плавники; жабры эндодермального происхождения мешковидной формы; жаберные отверстия округлые, их число изменяется от 1 до 15. Вымершие бесчелюстные имели кожные скелетные образования в виде шиповидных зубчиков, чешуевидных пластин и уплощенных щитков, современные являются «голыми». Максимальная длина тела бесчелюстных достигает 1 м, а толщина пластинок 3 см.

Вымершие бесчелюстные обитали в пресных водах и в опресненных участках морей. Современные бесчелюстные представлены морскими миксинами и пресноводными миногами. Миноги и миксины способны менять пресную речную среду на морскую и наоборот (проходные формы).

По положению и числу носовых отверстий бесчелюстных подразделяют на два класса: парноноздревых (Diplorhina — Двуноздревые) и непарноноздревых (Monorhina — Одноноздревые).

Поздний кембрий — современность, расцвет — поздний силур — ранний девон.

Класс Парноноздревые. Classis Diplorhina

(греч. diploos — двойной; rhis, rhinos — нос)

В названии класса отражено наличие двух носовых отверстий. Наружный скелет парноноздревых состоял из кожных разрозненных зубчиков (плакоидной чешуи) или представлял собой сложный панцирь, образованный трехслойными костными пластинами. Последние располагались в коже изолированно или компактно, вплоть до образования головного и туловищного панциря. Парные плавники отсутствовали, но имелся спинно-хвостовой плавник. Число жаберных отверстий от 1 до 7. Глаза были широко расставлены, они находились у боковых сторон головы, обычно ближе к переднему краю. Для многих парноноздревых характерно уплощенное туловище, расширенное в передней части.

В классе парноноздревых известны два подкласса: телодонты и разнощитковые. Наружный скелет *телодонтов — Thelodonti* (греч. thele — сосок; odus, odontos — зуб) — представлен разнообразными по форме кожными зубами, расположенными в коже не налегая (см. рис. 222; род Phlebolepis). Кожные зубы состояли из дентина, покрытого тонким слоем эмали. Размеры телодонтов не превышали 25 см.

Наружный скелет подкласса *разнощитковых — Heterostraci* (греч. heteros — разный; ostracon — панцирь) — в виде много-

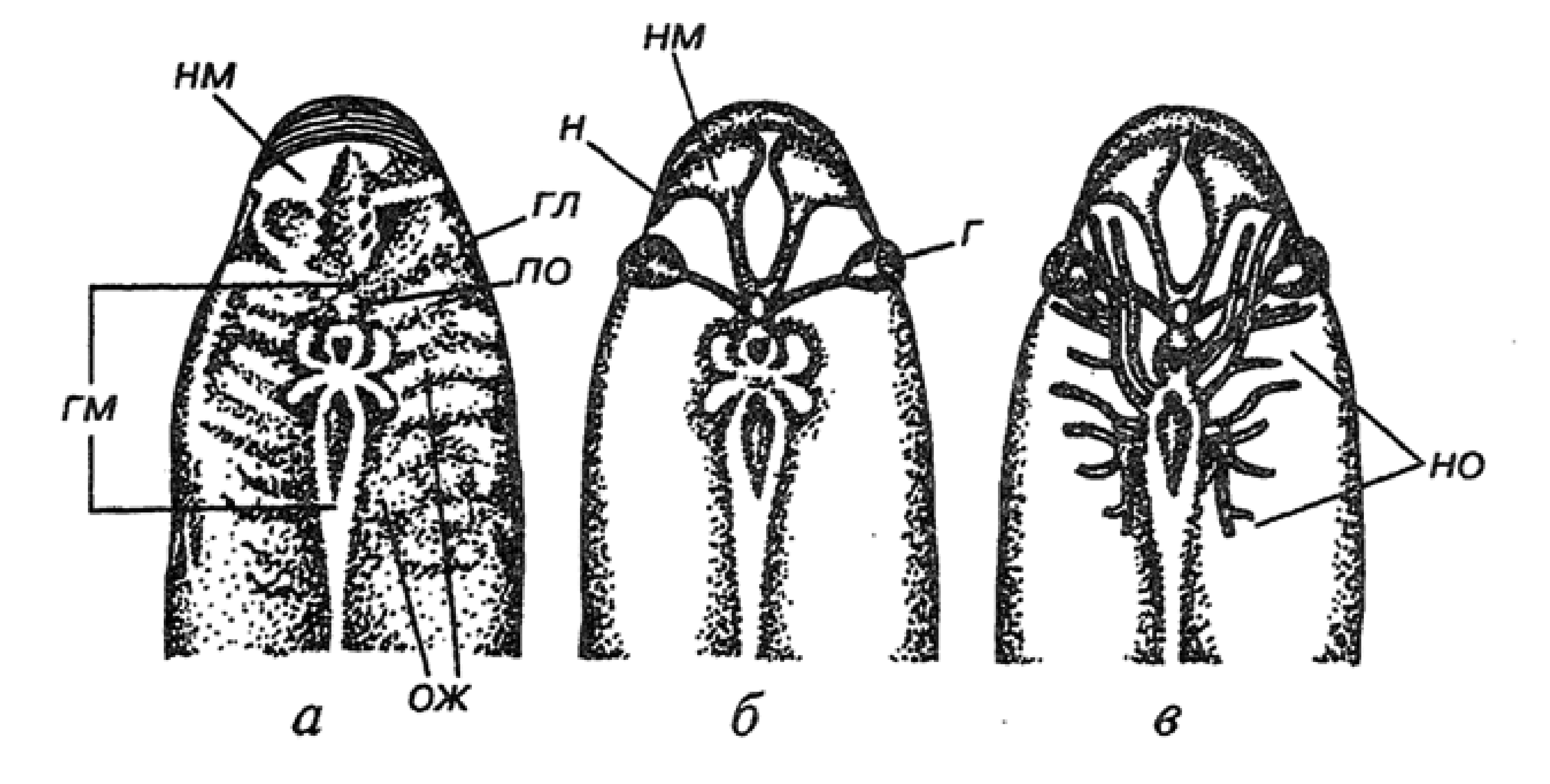


Рис. 223. Головной отдел гетеростраков
а — ядро Poraspis pompeckji Brotzen с отпечатками внутренних органов; *б* — реконструкция носовых мешков и глазных бокалов; *в* — дополнительно показаны основные ветви черепных нервов. г — глаза, гл — глазницы, гм — различные отделы головного мозга, н — ноздри, нм — носовые мешки, но — нервные ответвления, ож — отпечатки жаберных мешков, по — пинеальный орган (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989, с упрощением)

численных и разнообразных чешуевидных пластин и уплощенных щитков, расположенных компактно (см. рис. 222, роды Anatolepis, Psammolepis). В результате срастания чешуй и щитков голова и примыкающая к ней часть туловища оказались заключенными в единый головно-туловищный панцирь. У гетеростраков имелся хрящевой череп (эндокранидий), от которого могут сохраняться как отпечатки, так и естественные слепки. Исследования последних лет позволили провести реконструкцию некоторых внутренних органов и убедительно подтвердили сходство гетеростраков с примитивными челюстноротыми (рис. 223). Размеры разнощитковых от нескольких сантиметров до 1–2 м.

Телодонты и большинство разнощитковых вели придонный малоподвижный образ жизни. Небольшая часть веретенообразных разнощитковых небольших размеров могла вести нектонный образ жизни.

Телодонты и разнощитковые имеют большое биостратиграфическое и палеоэкологическое значение для корреляции пресноводных и солоноватоводных бассейнов позднего силура, раннего и среднего девона. Особенно важны для решения этих вопросов разнощитковые.

Время существования класса парноноздревых поздний кембрий — девон. С этим интервалом совпадает время существования подкласса разнощитковых, подкласс телодонтов ограничен ордовиком — ранним девоном.

Класс Непарноноздревые (Одноноздревые). Classis Monorhina

(греч. monos — один; rhis, rhinos — нос)

В названии класса отражено наличие одного носового отверстия. Наружный скелет у непарноноздревых отсутствовал или был представлен чешуевидными пластинками («чешуя») и щитками, расположенными в коже всегда компактно с образованием панциря в передней части тела. Костная ткань непарноноздревых в отличие от парноноздревых имела каналы и полости в подстилающем слое. Парные плавники, как правило, отсутствовали, редко развивались парные грудные. Кроме непарного спинно-хвостового плавника, мог присутствовать и непарный брюшной. Число жаберных отверстий от 1 до 15. Расположение глаз разнообразное, но обычно они были сближены, располагаясь на верхней части головы. Кроме того, имелся третий теменной глаз, сохранившийся у миног. Для непарноноздревых характерно удлиненное (до змеевидного) тело, обычно сжатое с боков. Длина тела до 1 м.

В классе непарноноздревых выделяют три подкласса: беспанцирные, костнопанцирные и круглоротые. Наружный скелет в подклассе *беспанцирных — Anaspida* (греч. an — отрицание; aspis — страшилище, изображенное на щитах воинов) — состоял из различных чешуевидных пластинок, но головной панцирь отсутствовал (см. рис. 222). Наружный скелет в подклассе *костнопанцирных — Osteostraci* — кроме чешуевидных пластин представлен единым головным панцирем (см. рис. 222). У костнопанцирных в передней части тела по бокам имелись продольные углубления, вероятно, связанные с органами чувств.

Изучение плана строения хрящевого черепа (эндокрания) костнопанцирных выявило черты несомненного сходства с современными круглоротыми. У некоторых форм были развиты парные грудные придатки. В подклассе *круглоротые — Cyclostomi* (миноги и миксины) — наружный скелет отсутствует, кожа голая, покрытая только слизью (см. рис. 222).

Беспанцирные, костнопанцирные и круглоротые ведут нектонный образ жизни. Они преимущественно обитают в пресноводных и солоноватоводных бассейнах, но известны и морские формы. Размеры беспанцирных достигают 25 см, костнопанцирных — 30–40 см, круглоротых — до 1 м.

Общие черты строения некоторых костнопанцирных и рыб (парные грудные плавники, органы боковой линии, строение чешуй) являются конвергентными или отвечают гомеоморфии. Происхождение непарноноздревых дискуссионно: возможно, их предками были телодонты. В биостратиграфии, особенно для девона, большое значение имеют костнопанцирные.

Время существования подкласса беспанцирных — поздний силур — девон; костнопанцирных — поздний силур — девон; круглоротых — карбон — современность.

ИНФРАТИП ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ. INFRAPHYLUM GNATHOSTOMI

(греч. gnathos — челюсть; stoma — рот)

В названии подтипа отражен самый характерный признак — наличие челюстей, нижняя из которых подвижна. Рот стал выполнять функцию захвата и удержания объекта питания, а в дальнейшем, с появлением вторичного нёба, — и раздавливания и перетирания пищи. Общим для челюстноротых является наличие парных конечностей: грудные и брюшные плавники рыб, передние и задние конечности земноводных, парарептилий, пресмыкающихся и млекопитающих, крылья и нижние конечности птиц, верхние (руки) и нижние (ноги) человека. Максимальные размеры тела челюстноротых достигают 33 м (китообразные), а минимальные составляют 5,7 см (колибри), 4 см (землеройки), 1 см (филиппинские бычковые рыбки).

Сравнение рыб и внешне сходных с ними рыбообразных бесчелюстных свидетельствует о значительно более высокой организации в строении рыб. У рыб помимо челюстей, развившихся из жаберных дуг, и непарных плавников имеются парные плавники — грудные и брюшные (у бесчелюстных редко развиваются только парные грудные придатки); жабры эктодермального происхождения перистой формы; щелевидные жаберные отверстия, число их преимущественно ограничено одной парой; хорда обычно имеется только на ранних стадиях развития; для внутреннего скелета характерно постепенное окостенение. Другие признаки челюстноротых приведены выше при характеристике подтипа позвоночных.

Челюстноротые — универсальные эврибионты. Они встречаются во всех типах бассейнов и на всех глубинах. На суше они освоили все среды обитания от пустынь до ледников, от экватора до Арктики — Антарктики. Воздушное пространство также является местом обитания, но не постоянным, а временным.

Челюстноротые произошли от бесчелюстных подкласса телодонтов. У примитивных челюстноротых сохраняются предковые черты в строении тела, как-то: хрящевой скелет, наличие нескольких пар жаберных отверстий, изолированная плакоидная чешуя и др.

Инфратип челюстноротых принято подразделять на два надкласса: рыбы (Pisces) и четвероногие (Tetrapoda).

Поздний силур — современность.

Надкласс Рыбы. Superclassis Pisces

(лат. pisces — рыбы)

Разнообразие рыб нашло свое отражение в выделении четырех классов: пластинокожие, акантоды, хрящевые и костные рыбы. Максимальная длина тела рыб достигает 20 м.

У всех классов рыб имеются: жабры в течение всей жизни; парные (грудные и брюшные) и непарные (хвостовой, спинной, анальный) плавники; два отдела позвоночника (туловищный и хвостовой); наружный кожный скелет, представленный чешуями и пластинами, органы боковой линии, внутреннее ухо, наружное оплодотворение.

Известны четыре основных типа чешуи: плакоидная, космоидная, ганоидная и костная. Плакоидная зубовидная чешуя имеет пульпу, сверху покрытую дентином и эмалеподобным веществом (см. рис. 225). Ганоидная чешуя имеет вид утолщенной костной пластины. Ее основание состоит из слоистой костной ткани, выше которой находится губчатая костная ткань, а над ней — слой дентина с системой вертикальных канальцев. Снаружи дентин покрыт толстым многослойным эмалеподобным веществом (см. рис. 227, *ж*). Космоидная чешуя отличается от ганоидной тем, что дентин покрыт тонким слоем эмали (см. рис. 227, *д*). Костная чешуя имеет вид тонких костных пластиночек.

По форме чешуй выделяются две разновидности: циклоидная и ктеноидная. У циклоидной костной чешуи рост происходит радиально, почти равномерно во все стороны от центра (см. рис. 227, *з*). Если рост чешуи идет веерообразно со смещением центра роста, то образуется ктеноидная чешуя (см. рис. 227, *и*). Циклоидная чешуя имеет ровный или волнистый зазубренный внешний край, а у ктеноидной чешуи внешний край зазубренный, гребенчатый.

Размеры, толщина, форма и скульптура чешуй различны для разных участков тела рыбы: головного, туловищного и хвостового отделов (топографическая изменчивость). На чешуях наблюдаются линии роста, позволяющие восстановить форму и скорость роста чешуи в течение жизни рыбы. Плакоидная чешуя является самой примитивной. Она дала начало всем чешуям: космоидной, ганоидной и костной, последняя возникла за счет редукции двух верхних слоев, покрывающих костный базальный слой. С плакоидной чешуей связано происхождение зубов позвоночных.

Поздний силур — современность, расцвет ихтиофауны фиксируется трижды: средний девон, средний карбон, поздний мел — современность (см. рис. 221).

Класс Пластинокожие. Classis Placodermi

(греч. plax, plakos — плоскость, пластина; derma, dermatos — кожа)

В отличие от других классов у пластинокожих, или панцирных рыб имелась броня из головного и туловищного панцирей, сочлененных, как правило, подвижно (рис. 224). Туловищный панцирь обычно закрывал переднюю часть тела (грудной отдел) и выполнял роль плечевого пояса. Панцири возникли за счет слияния кожных окостенений (пластинок). Внешняя поверхность пластинок имела скульптуру в виде бугорков и валиков, образующих специфический для разных таксонов орнамент. У пластинокожих на панцирях имеются каналы, связанные с органами чувств.

Внешний облик пластинокожих рыб на первый взгляд совпадает с рыбообразными костнопанцирными (конвергенция), но отличия между ними носят принципиальный характер. У пластинокожих прежде всего имеются челюсти и парные плавники, чего полностью лишены костнопанцирные.

Пластинокожие обитали в пресных водах и опресненных морских бассейнах, занимая придонные биотопы. Все они плотоядные, специализированные к разным ресурсам: макрофаги, поедавшие других позвоночных и крупных беспозвоночных (артро-

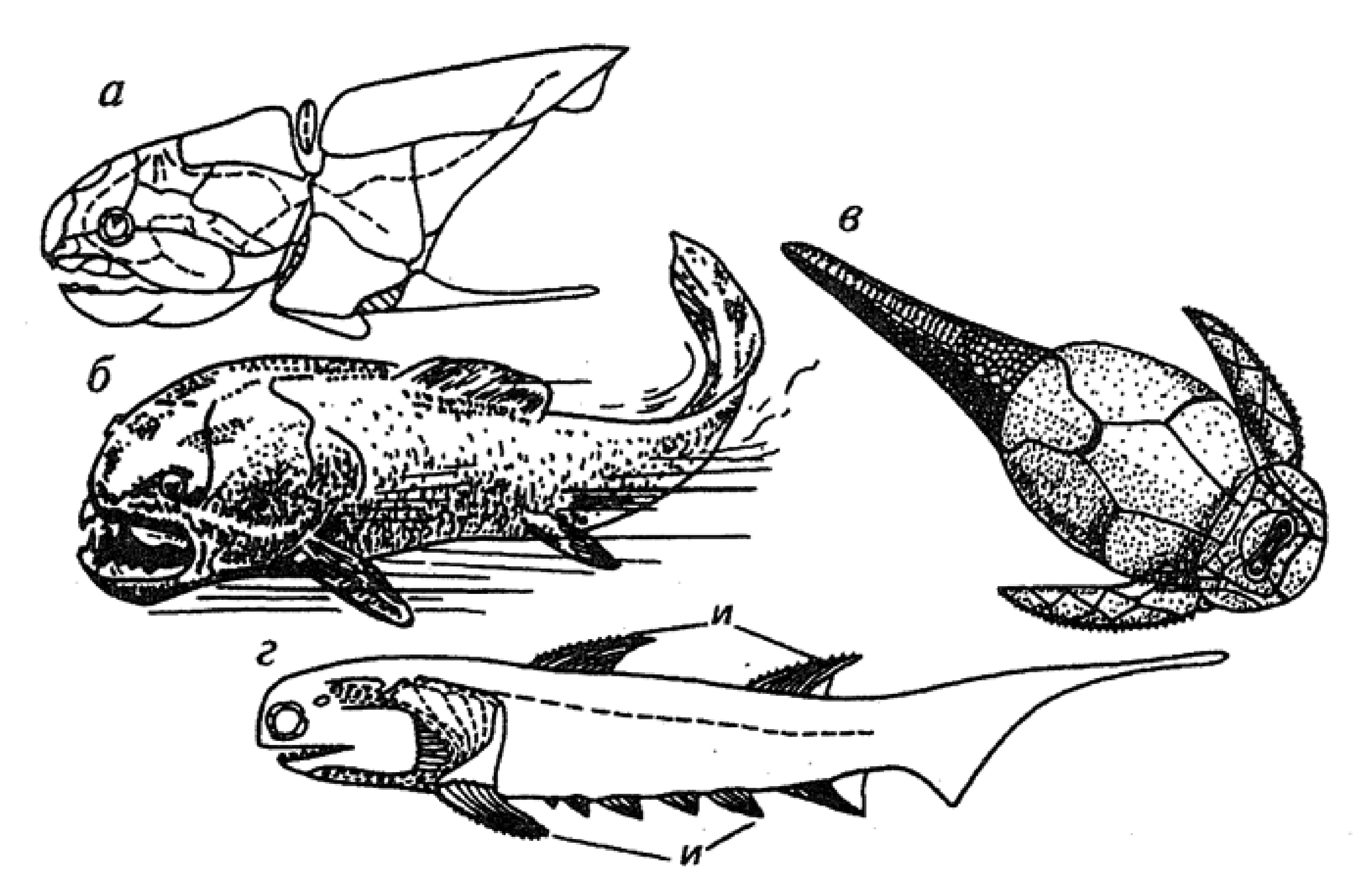


Рис. 224. Классы Placodermi (*а–в*) и Acanthodei (*г*)

а, *б* — подкласс Arthrodira (S_2–D): *а* — Plourdosteus (D_3), головной и спинной отделы, *б* — Dinichthys (D_3), реконструкция; *в* — подкласс Antiarchi (D_{2-3}), реконструкция (*б*, *в* — Ивахненко, Корабельников, 1987); *г* — класс Acanthodei: Euthacanthus (D_1). и — ихтиодорулиты

диры), и микрофаги, питавшиеся мелкими и/или бесскелетными беспозвоночными (антиархи).

В классе пластинокожих выделяют два подкласса: артродиры и антиархи. Для подкласса *артродир — Arthrodira* (греч. arthro — сочленять; deire — шея) — характерны следующие признаки (см. рис. 224, *а*, *б*). Глаза находились по бокам головы, и глазницы были окружены кольцом мелких костных пластинок (склеротическое кольцо). Головной панцирь выпуклый, туловищный панцирь иногда почти редуцировался на брюшной стороне и сужался на спинной. Грудные плавники одеты дермальными костями, они могли иметь костные шипы. Головной и туловищный панцири состояли из многочисленных пластинок, которые обычно имели бугорчатую скульптуру. Челюсти мощные примитивные, представляющие собой пластинки с зазубренными режущими краями. Длина тела могла достигать 6 м. Формы преимущественно морские и солоноватоводные.

Для подкласса *антиархи — Antiarchi* — характерны следующие признаки (см. рис. 224, *в*). Глаза находились в общей выемке спинной стороны головного панциря. Головной и туловищный панцири уплощенные; поперечное сечение тела менее изометрично, чем у артродир. Грудные плавники покрыты панцирем из крупных пластинок. Туловищный панцирь состоял из небольшого числа довольно крупных пластинок, имеющих скульптуру в виде бугорчатых и гребневидных валиков. Челюсти слабые, тонкие. Длина тела до 1 м. Формы солоноватоводные и пресноводные.

Время существования артродир — поздний силур — девон, а их возможных потомков антиарх — средний-поздний девон.

Класс Акантоды. Classis Acanthodei

(греч. acantha — шип; acanthodes — колючий, шипастый)

Акантоды сочетают признаки нескольких классов рыб. С пластинокожими их сближает орбитальное кольцо из мелких костных пластиночек и наличие головных пластин; с хрящевыми — строение хрящевого скелета, включая череп (эндокраний) и отсутствие жаберной крышки; а с костными — строение и расположение чешуй ганоидного типа, образующих диагональные ряды. Форма тела акантод веретеновидно-удлиненная, размеры не более 26–50 см, обычные размеры чешуй 0,1–2 мм.

Число парных плавников на нижней части туловища могло доходить до семи за счет развития дополнительных пар между грудными и брюшными плавниками (см. рис. 224, *г*). Это является доказательством формирования плавников из непрерывных

кожных складок. Непарная спинная складка огибала хвост, раздваивалась у анального отверстия и далее в виде пары складок доходила до головы. Каждый плавник впереди был снабжен мощным шипом — ихтиодорулитом, что отражено в названии класса.

Акантоды — обычные обитатели рек и лагун, реже нормально-соленых бассейнов. Цельные экземпляры акантод встречаются редко, но известны и массовые захоронения. Обычно находят отдельные чешуи, ихтиодорулиты и зубы. В настоящее время благодаря химическому препарированию выявлены многочисленные и разнообразные чешуи акантод, позволяющие создавать морфологические ряды на туловище рыбы (пример искусственной классификации), а также использовать их в биостратиграфии. Поздний силур — пермь.

Класс Хрящевые рыбы. Classis Chondrichthyes

(греч. chondros — хрящ; ichthys — рыба)

Внутренний скелет хрящевой, с этим связано название класса. Наружный скелет представлен плакоидными чешуями, иногда они могут отсутствовать (рис. 225). У некоторых представителей хрящевых рыб имеются ихтиодорулиты. Число жаберных щелей

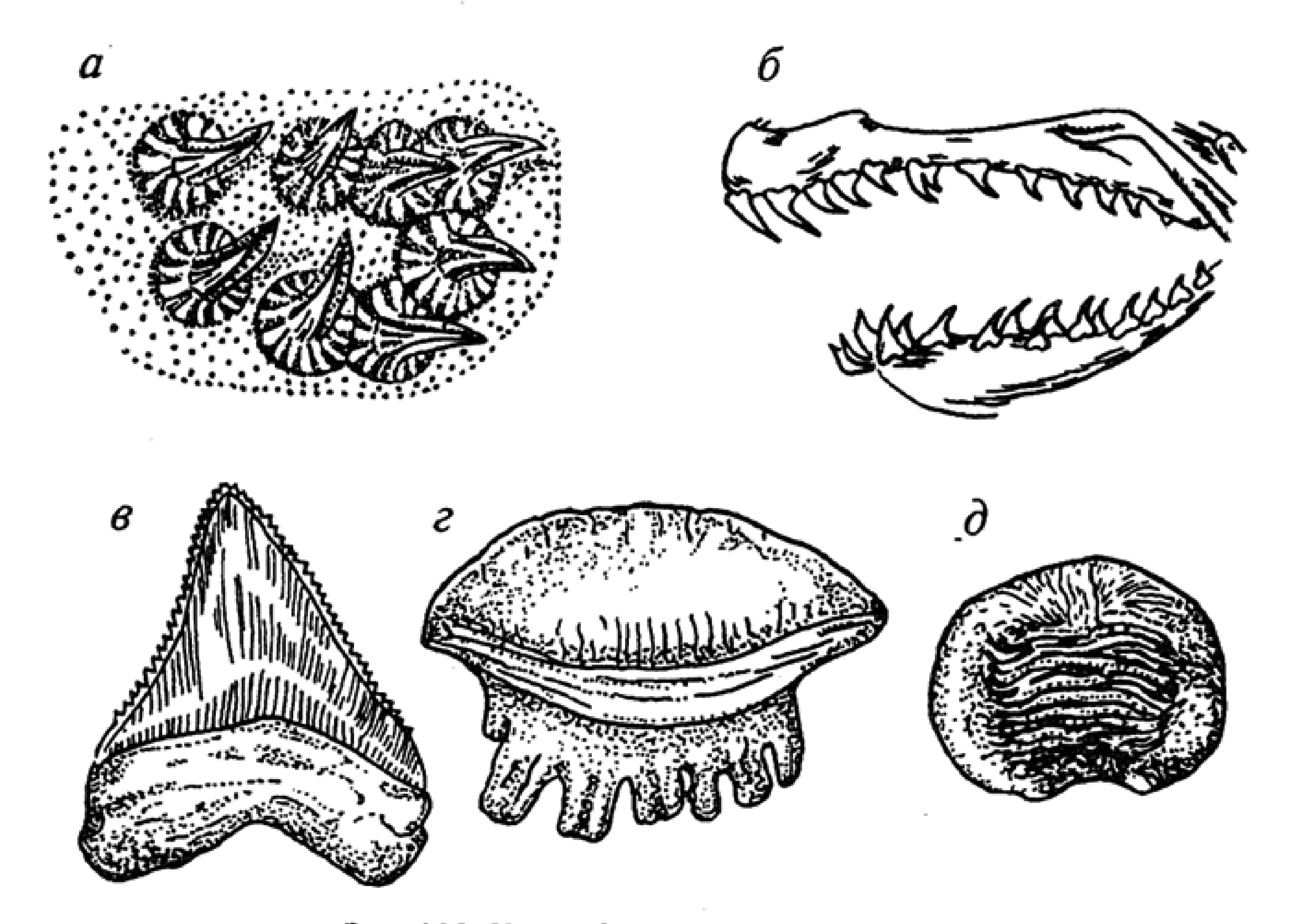


Рис. 225. Класс Chondrichthyes (D_2–Q)
а — плакоидная чешуя акуловых; *б* — челюсти акулы; *в* — зуб акулы; *г* — зуб брадиодонта; *д* — внешняя поверхность зуба ската

до 4–7 пар, жаберные крышки отсутствуют. У хрящевых рыб впервые формируются обызвествленные тела позвонков. Предполагают, что хрящевые рыбы произошли от бесчелюстных телодонтов. Сходство между ними проявляется в присутствии на протяжении всей жизни хрящевого скелета, развитии плакоидной чешуи, наличии нескольких пар жаберных щелей. Современные хрящевые рыбы — хищные пелагические животные, обитатели морей, только несколько видов встречаются в тропических реках, среди ископаемых число пресноводных таксонов весьма значительно. Средний девон — современность.

Хрящевые рыбы представлены двумя подклассами: пластиножаберными акуловыми и цельноголовыми. Подкласс *пластиножаберные — Elasmobranchii* (греч. elasma — пластинка; branchia — жабры) — объединяет две группы: собственно акул (средний девон — современность) и скатов (поздняя юра — современность). Для зубной системы акул характерны острые хватающие режущие конические зубы с дуговидно изогнутыми корнями.

У своеобразного пермского рода Helicoprion и близких ему других палеозойских родов в передней части нижней челюсти зубы очень крупные, последовательно соединенные в зубную спираль. За нею по бокам как на нижней, так и на верхней челюсти располагались ряды зубов в виде «брусчатки» (рис. 226). Зубная спираль захватывала и прокусывала добычу, а боковые зубы ее раздавливали.

Для скатов характерны тупые плоские закругленные зубы с уплощенными корнями. Многочисленные зубы скатов расположены рядами, создавая в полости рта животных своеобразную «брусчатку». Форма акул торпедовидная, скатов — ромбовидная. Длина тела акул до 20 м, скатов — до 7 м. Зубы акул используются при расчленении мезокайнозойских отложений. В современной фауне рыб акуловые составляют примерно 5% от общего числа видов. Они являются важной по значению группой рыб после костистых и находятся в состоянии расцвета. Средний девон — современность.

Подкласс *цельноголовые*, или *слитночерепные*, — *Holocephali* (греч. holos — весь; kephale — голова) — характеризуется тем, что хрящи верхней челюсти срастаются с основанием мозговой коробки (это встречается и у некоторых акул). В отличие от акул тела позвонков цельноголовых уже начинают формироваться, они имеют вид колец вокруг хорды. Расцвет цельноголовых совпал с поздним палеозоем, в современных морях это немногочисленные глубоководные рыбы.

Вымершие палеозойские цельноголовые получили название «брадиодонты» (поздний девон — триас). Широкие округлые зубы

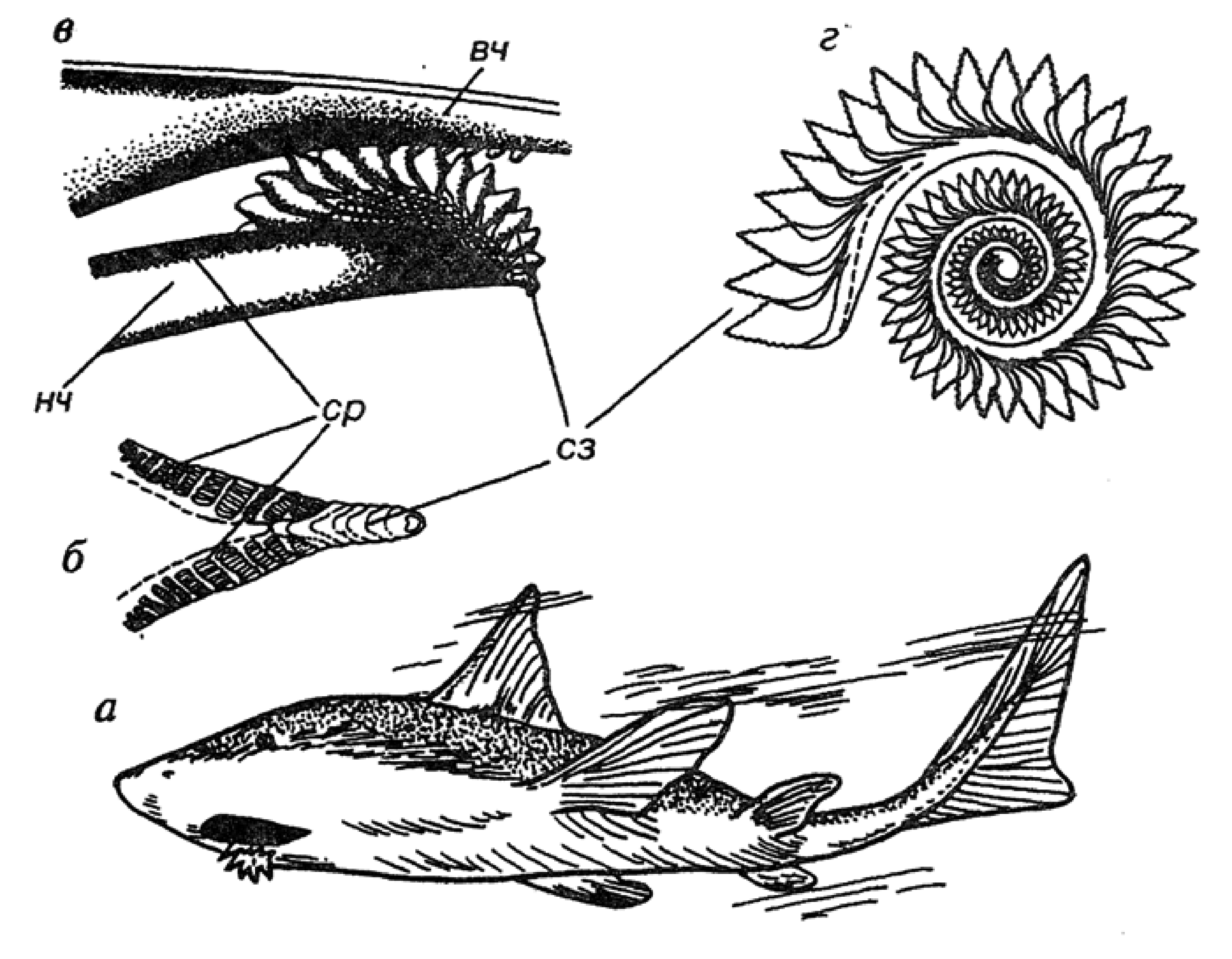


Рис. 226. Класс Chondrichthyes (D_2–Q)
а — реконструкция палеозойской акулы с зубной спиралью внизу (Ивахненко, Корабельников, 1987); *б* — план расположения зубов на нижней челюсти; *в* — реконструкция расположения зубов сбоку; *г* — зубная спираль Helicoprion (P_1) (*б–г* — Кэрролл, 1992). вч — верхняя челюсть, нч — нижняя челюсть, сз — зубная спираль из передних зубов, ср — зубная «брусчатка» из боковых зубов

брадиодонтов (триторы) сходны с зубами скатов, но в отличие от последних поверхность зубов брадиодонтов гладкая, не скульптированная, поперечный контур овальный. Кроме того, зубы состояли из трубчатого дентина, как зубы современных химер. Некоторые брадиодонты имели конические зубы. Зубы у цельноголовых располагались, как у акуловых, рядами и «брусчаткой».

Форма тела цельноголовых веретеновидная, длина современных до 1 м. Средний девон — современность.

Класс Костные рыбы. Classis Osteichthyes

(греч. osteon — кость; ichthys — рыба)

Внутренний скелет костных рыб обызвествленный, окостеневший, очень редко хрящевой, например у осетровых. Тела позвонков двояковогнутые (амфицельные), в виде полуколец, колец и дисков. Наружный скелет (экзоскелет) состоит из чешуйного

покрова, хрящевых и костных лучей в плавниках, кожных костей в области головы и костей туловищного и хвостового отделов. Редко чешуя отсутствует. Чешуя костных рыб представлена всеми вариантами космоидного, ганоидного и костного типов. Отсутствует только плакоидная чешуя. У костных рыб впервые появляются жаберные крышки, плавательный пузырь и его модификация — «легкое». У некоторых форм имеются внутренние носовые отверстия — хоаны, позволяющие рыбам дышать с закрытым ртом атмосферным воздухом. Форма костных рыб разнообразная — от ромбовидной до змееобразной. Длина достигает 9 м.

Экологические группировки костных рыб разнообразные, в современной ихтиофауне они составляют около 95%. Они встречаются в пресноводных, солоноватых и морских бассейнах на всех глубинах. Кроме плавающих рыб известны «летающие» рыбы открытых морей и океанов, а также ползающие с помощью плавников (палеозойские двоякодышащие, кистепёрые и современные лучепёрые мангровых зарослей).

Класс костных рыб разделяют на два, три или пять подклассов. Наиболее принято выделение подклассов кистепёрых, двоякодышащих и лучепёрых рыб (рис. 227). Некоторые считают, что первые два подкласса следует объединять в один подкласс саркоптеригий, так как они обладают комплексом общих признаков. Внутри парных мускулистых плавников присутствует членистая скелетная ось, окаймленная или оканчивающаяся несколькими сегментированными придаточными косточками. Плавники покрыты чешуей. Имеются внутренние носовые отверстия — хоаны. Сохраняется хорда. Имеются чувствительные (сенсорные) каналы. Для древних форм характерна космоидная чешуя. Присутствуют плавательные пузыри и их модификации — легкие. Имеются два спинных плавника.

Подкласс *кистепёрые* — *Crossopterygii* (греч. krossoi — кисть; pteron — крыло, здесь конечность) — кроме вышеперечисленных признаков характеризуется наличием непарного «глаза» — теменного отверстия; развитием многочисленных зубов бороздчатого — лабиринтовидного строения; тазовым поясом из двух костей; преимущественным развитием чешуи ромбической формы. Имеется брызгальце, через которое всасывается вода в глотку, оно образовалось при редукции передней жаберной щели. Длина тела кистепёрых достигает 5 м. Ископаемые кистепёрые (рипидистии) — пресноводные, редко морские, преимущественно плотоядные; современные — только морские формы (целаканты), представлены единственным родом Latimeria (см. рис. 227, *г*). Разные группы кистепёрых рыб — рипидистий — дали начало земноводным (парафилия). Ранний девон — современность.

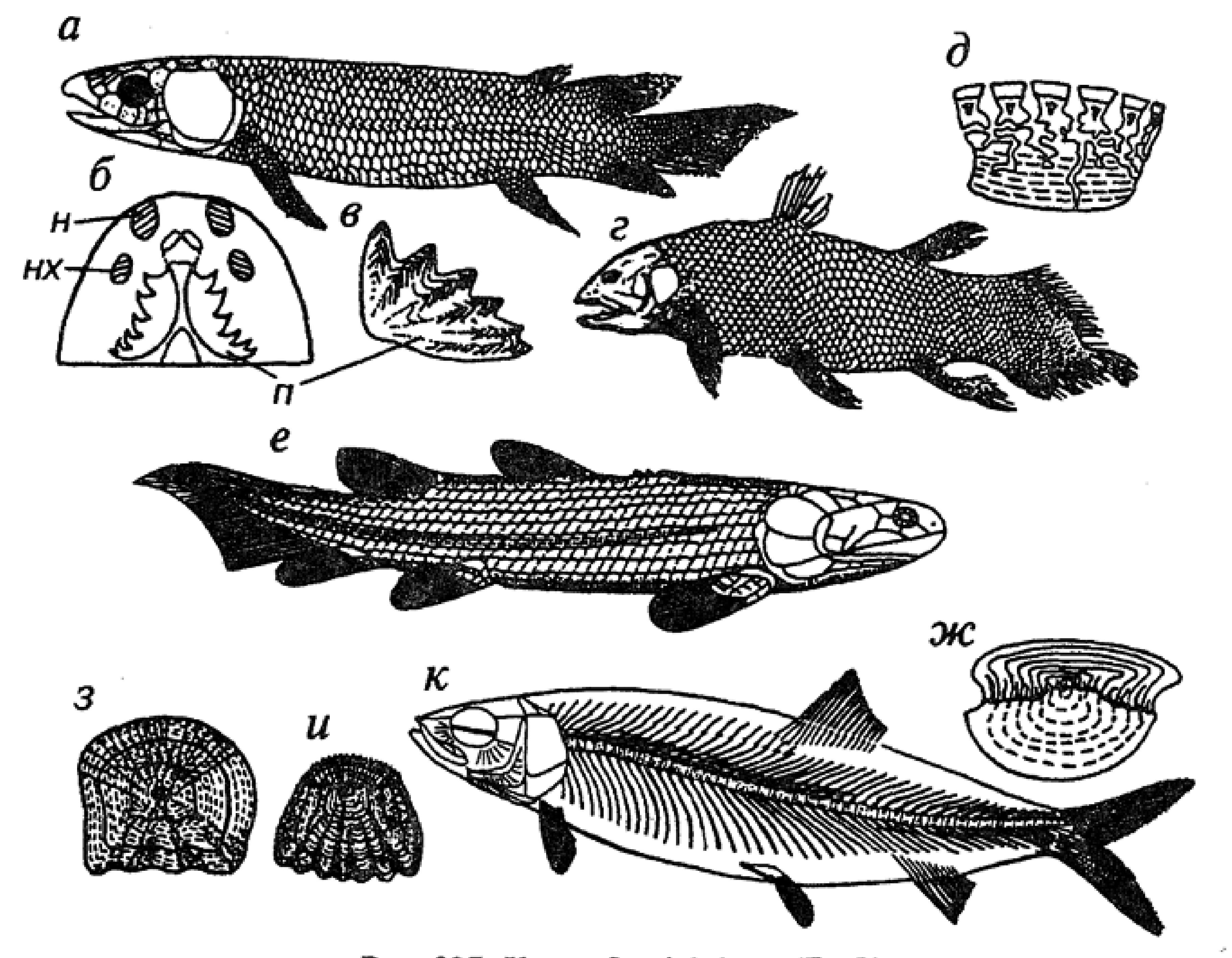


Рис. 227. Класс Osteichthyes (D–Q)

а–в —подкласс Dipnoi (D_2–Q): *а* — Dipterus (D_3), *б* — схема строения нёбной поверхности современных двоякодышащих, *в* — зубная пластинка ископаемых двоякодышащих из триаса; *г*, *д* — подкласс Crossopterygii (D–Q): *г* — Latimeria (совр.), *д* — космоидная чешуя в продольном разрезе; *е–к* — подкласс Actinopterygii (D_2–Q): *е* — Osteolepis (D_2), *ж* — ганоидная чешуя в продольном разрезе, *з*, *и* — костная чешуя сверху: *з* — циклоидная, *и* — ктеноидная, *к* — Leptolepis (J_3). н, нх — носовые отверстия: внешние (н) и внутренние (нх), п — зубные пластинки

Подкласс *двоякодышащие — Dipnoi* (греч. di, dis — два, дважды; pnos — дышащий) — характеризуется, кроме вышеуказанных общих признаков с кистепёрыми, отсутствием непарного глаза и межчелюстной железы — брызгальца; немногочисленными зубными пластинками; тазовым поясом из одной кости; развитием округлых чешуй; у палеозойских — космоидной, а у современных — костной. Этими особенностями двоякодышащие отличаются от кистепёрых. Зубные пластинки двоякодышащих специфичны только для них. Особенность зубных пластинок двоякодышащих состоит в том, что они образуются за счет срастания оснований нескольких (6–12) зубов, располагаясь в один или несколько рядов с каждой стороны челюсти и на нёбе (см. рис. 227, *б*, *в*).

Длина тела двоякодышащих до 2 м. Формы только пресноводные, преимущественно растительноядные. Специфическое строение зубного аппарата, морфология крыши черепа, строение

позвонков и парных конечностей не позволяют считать двоякодышащих предками земноводных, как это было принято раньше. Средний девон — современность.

Подкласс *лучепёрые — Actinopterygii* (греч. aktis, aktinos — луч; pteron — крыло, здесь конечность) — характеризуется отсутствием у плавников мясистой лопасти; наличием в плавниках костных и хрящевых лучевидных шипов, расположенных параллельно или веерообразно; развитием кроме ганоидной чешуи и костной циклоидного и ктеноидного типа; отсутствием хоан и непарного глаза; спинной плавник один. В этом основные отличия лучепёрых рыб от кистепёрых и двоякодышащих. Максимальная длина тела лучепёрых достигает 9 м. Экологические обстановки разнообразные (см. характеристику класса). В современной ихтиофауне подкласс лучепёрых является основным. Средний девон — современность.

В процессе развития в разных группах лучепёрых наблюдается постепенное окостенение скелета (палеониски, хрящекостные, цельнокостные, костистые). Среди ископаемых лучепёрых изучены вымершие палеониски (поздний девон — ранний мел, расцвет — карбон — пермь). От них сохраняются ганоидные чешуи и отпечатки целых рыб. Чешуи туловищного отдела палеонисков обычно имели ромбическую форму, а чешуи передних краев плавников — треугольную вильчатую.

Девон — современность. Первый расцвет костных рыб в позднем палеозое связан с пресноводными палеонисками, а с кайнозоя начался второй расцвет пресноводных и морских костных рыб.

Класс неопределенный Палеоспондилиды. Incertae classis Palaeospondylida

(греч. palaios — древний; spondylos — позвонок)

В среднеюрских отложениях Шотландии найдены остатки небольшого животного рыбообразного облика длиной 2–5 см (рис. 228). От него сохранился внутренний окостеневший скелет: череп и позвоночный столб. Позвонки кольцевидные. Имелся хвостовой плавник и парные грудные. Наружный панцирь отсутствовал. Родственные связи с другими организмами неясны. В разные годы его относили к круглоротым и пластинокожим. Высказывалось предположение, что это личинка какой-то неизвестной рыбы. Но личинки рыб имеют хрящевой скелет, а у палеоспондилид скелет окостеневший. Вероятно, палеоспондилиды — одна из боковых тупиковых ветвей древнейших позвоночных животных.

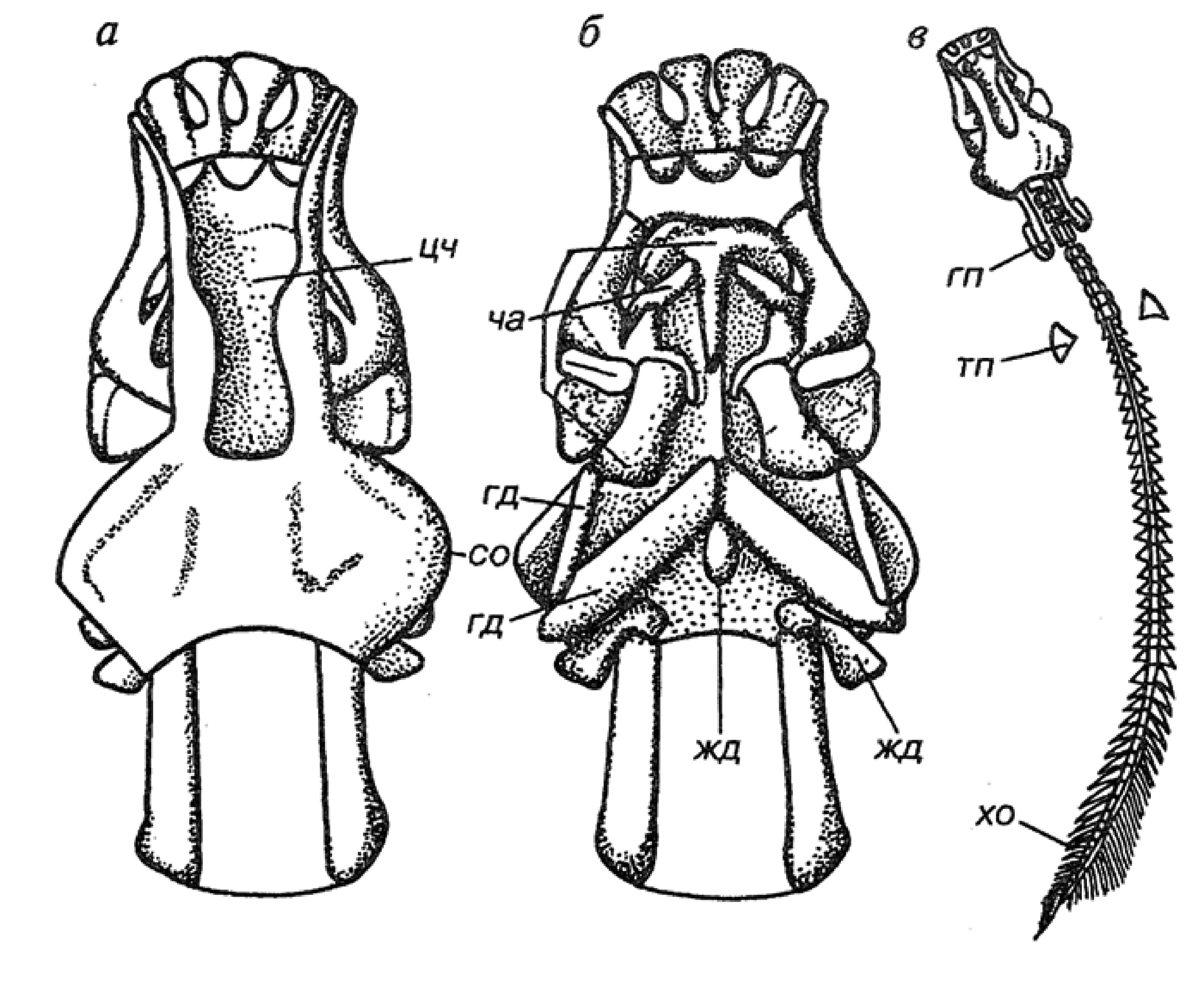


Рис. 228. Палеоспондилиды (D_2)
Palaeospondylus (D_2), реконструкция: *а* — головной отдел сверху, *б* — головной отдел снизу, *в* — общий вид. гд — гемальные дуги, гп — грудной пояс, жд — жаберные дуги, со — слуховая область, тп — тазовый пояс, цч — центральная часть, ча — челюстной аппарат, хо — хвостовой отдел

Надкласс Четвероногие. Superclassis Tetrapoda

(греч. tetra — четыре; pous, podos — нога)

К четвероногим относят пять классов животных: земноводных (амфибий), парарептилий, пресмыкающихся (рептилий), птиц и млекопитающих, имеющих четыре конечности. По уровню организации тетрапод можно разделить на низших (земноводные) и высших (все остальные классы).

Конечности четвероногих состоят из сложной системы рычагов и шарниров, подвижно сочлененных как между собой, так и с плечевым и тазовым поясами. В состав передней конечности входят плечо (плечевая кость), предплечье (локтевая и лучевая кости) и кисть, состоящая в свою очередь из запястья (несколько косточек), пястья (несколько косточек) и фаланг пальцев. Подобным образом устроена и задняя конечность, в составе которой

имеются бедро (бедренная кость), голень (большая и малая берцовые кости) и стопа, состоящая из предплюсны (несколько косточек), плюсны (несколько косточек) и фаланг пальцев.

У наземных форм животное при движении может опираться на кисть и стопу полностью (стопоходящие) или только на переднюю часть стопы — пальцы (пальцеходящие), например птицы. А такие формы, как копытные, опираются при движении только на кончики фаланг пальцев (фалангоходящие).

Кроме того, для тетрапод характерно наличие легких; усложненное строение внутреннего скелета и зубной системы; развитие разнообразного наружного скелета в виде роговых кожных образований (чешуи, щитки, панцири, когти, клювы, перья, волосы, рога).

Четвероногие — преимущественно наземные животные, реже водные (первично- и вторичноводные). Некоторые как временную среду обитания освоили воздушное и осваивают космическое околоземное пространство. Форма тела и образ жизни четвероногих различны; именно среди них встречаются все четыре морфотипа: «рыбий», «животный», «звериный», «птичий» и «человекообразный». Поздний девон — современность.

Класс Земноводные, или Амфибии. Classis Amphibia

(греч. amphi — двойной, с обеих сторон; bios — жизнь)

Русское название класса «земноводные» отражает не только две среды обитания, но и совмещение признаков двух групп — рыб и высших тетрапод. У амфибий и рыб имеется много общих признаков: наличие жабр (на ранней стадии, реже в течение всей жизни); оплодотворение наружное; размножение икрой; отсутствие зародышевых оболочек (Anamnia); водная личинка; влажная слизистая кожа; холоднокровность; двояковогнутые позвонки; отсутствие грудной клетки. К общим чертам строения земноводных и высших тетрапод относятся: наличие четырех конечностей и связанные с ними плечевой и тазовый пояса; присутствие кроме туловищного и хвостового также шейного и крестцового отделов, состоящих из одного позвонка; развитие суставных поверхностей у остистых отростков верхних дуг позвоночника; положение теменного отверстия и ряд других признаков.

Позвонки земноводных различаются по числу элементов, морфологии и степени срастания тела позвонка с верхней дугой. Выделяют несколько типов позвонков стегоцефалов, основными являются четыре: рахитомный, стереоспондильный, эмболомерный и лепоспондильный. Рахитомный позвонок состоит из нескольких

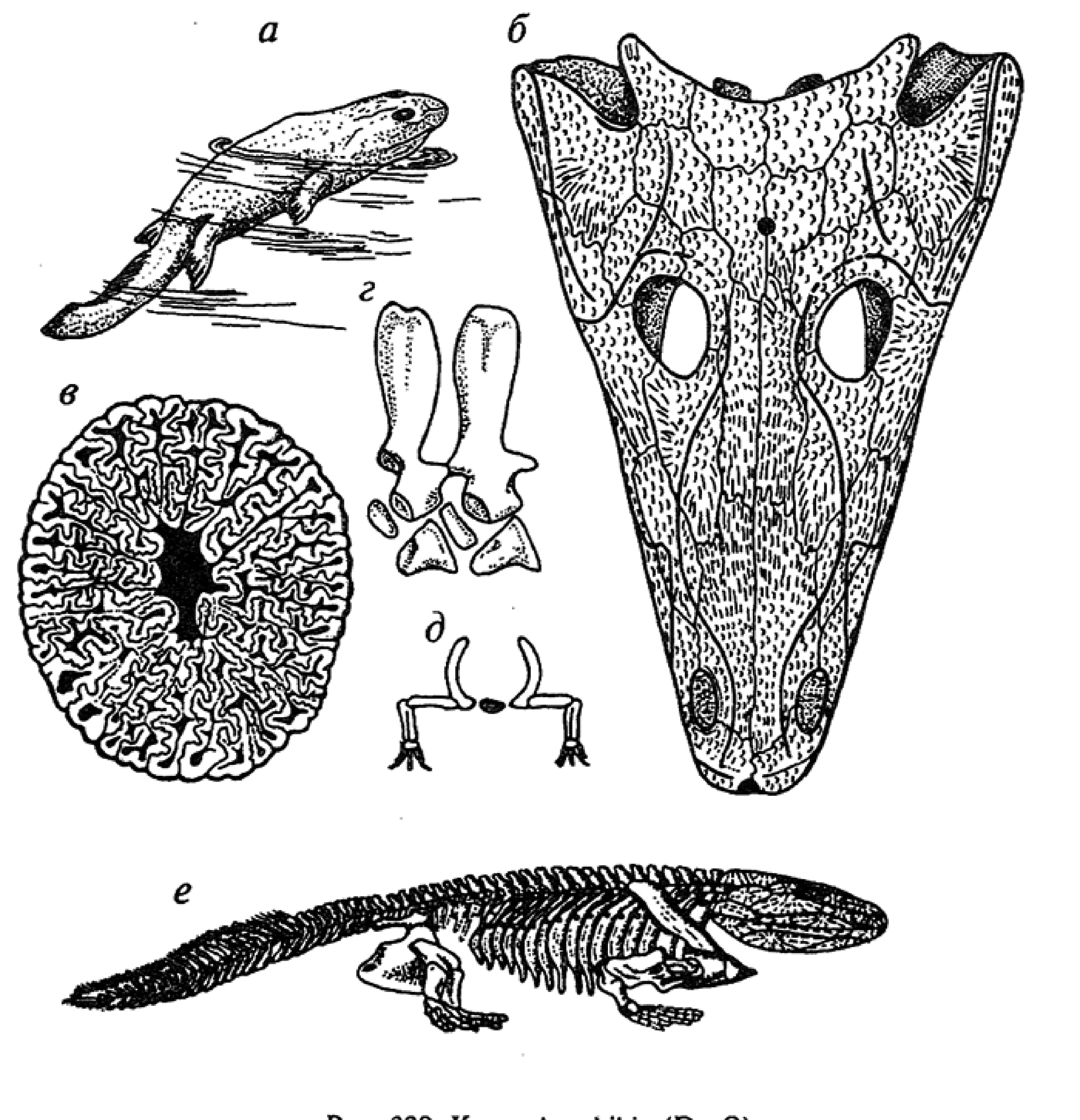


Рис. 229. Класс Amphibia (D_3–Q)
а — Ichthyostega (D_3), реконструкция (Ивахненко, Корабельников, 1987); *б–г* — Benthosuchus (T_1): *б* — череп сверху, *в* — поперечный разрез зуба (сильно увел.), *г* — строение рахитомного позвонка; *д* — положение туловища и конечностей; *е* — Ichthyostega (D_3)

мелких элементов различной формы, не срастающихся с верхней дугой (рис. 229). Стереоспондильный позвонок образован единым дисковидным телом, не срастающимся с верхней дугой. Эмболомерный позвонок имеет два крупных дисковидных элемента, не срастающихся с верхней дугой. Тело лепоспондильного позвонка продольно-удлиненное (как трубка), сросшееся с верхней дугой. Тела позвонков земноводных с боков двояковогнутые или вогнутые спереди и выпуклые сзади, реже наоборот (амфицельные, процельные, опистоцельные).

У древних и у некоторых современных земноводных присутствует наружный кожный скелет в виде пластин, щитков, чешуек

и покровных костей черепа. Внешний вид земноводных от рыбообразного и лягушачьего до змеевидного (червяги). Длина тела современных форм до 1,8 м, ископаемых — до 5 м. Современные амфибии, как правило, вследствие особенностей размножения связаны с влажными биотопами и обитают в континентальных пресноводных бассейнах, в прибрежье, на суше, включая роющие и древесные формы. Поздний девон — современность.

Классификация земноводных основана на строении черепа, осевого скелета и конечностей. До сих пор она является предметом дискуссии, так как некоторые таксоны при дальнейшем изучении оказываются сборными, имеющими различное происхождение и систематическое положение. К таковым относятся и стегоцефалы — все земноводные, существовавшие с позднего девона до мела.

Для *стегоцефалов — Stegocephali* (греч. stego — покрывать; kephale — голова) — характерно наличие головного панциря, состоящего из плотно примыкающих друг к другу кожных пластин (см. рис. 229, *б*). На головном панцире имелись два носовых и два орбитальных отверстия, между последними находился непарный теменной «глаз» — орган терморегуляции. Имелись ушные вырезки. Кости черепа несли различную скульптуру в виде бугорков и валиков. Поверхность черепа была пересечена изогнутыми каналами, которые шли вдоль всей головы от переднего до заднего края, огибая носовые и глазные отверстия. Эти каналы соответствуют чувствительным органам боковой линии рыб (сенсорные каналы).

Древние стегоцефалы, ихтиостегиды (поздний девон), сохранили от кистепёрых рыб, кроме общего рыбообразного облика, рудименты костей жаберной крышки; длинный хвост и хвостовой плавник; расположение ноздрей и сенсорных — чувствительных каналов; зачаточные тела позвонков (см. рис. 229, *а*; род Ichthyostega). У стегоцефалов — лабиринтодонтов (поздний девон — ранний мел), как и у кистепёрых рыб, зубы имели лабиринтовидное строение, позвонки рахитомного типа (см. рис. 229, *в*, *г*). Стегоцефалы обладали примитивной постановкой конечностей, напоминающей «крокодилью», при этом плечевые и бедренные кости располагались горизонтально к поверхности субстрата, а кости предплечья и голени — вертикально.

К стегоцефалам относятся три подкласса: батрахоморфы (лягушкоподобные), батрахозавры (лягушкоящеры) и лепоспондильные (тонкопозвонковые). В настоящее время в классе земноводных оставили примитивных батрахозавров с эмболомерным типом позвонков. Систематическое положение более сложно организованных батрахозавров (сеймуриаморфы) дискуссионно.

48–2697

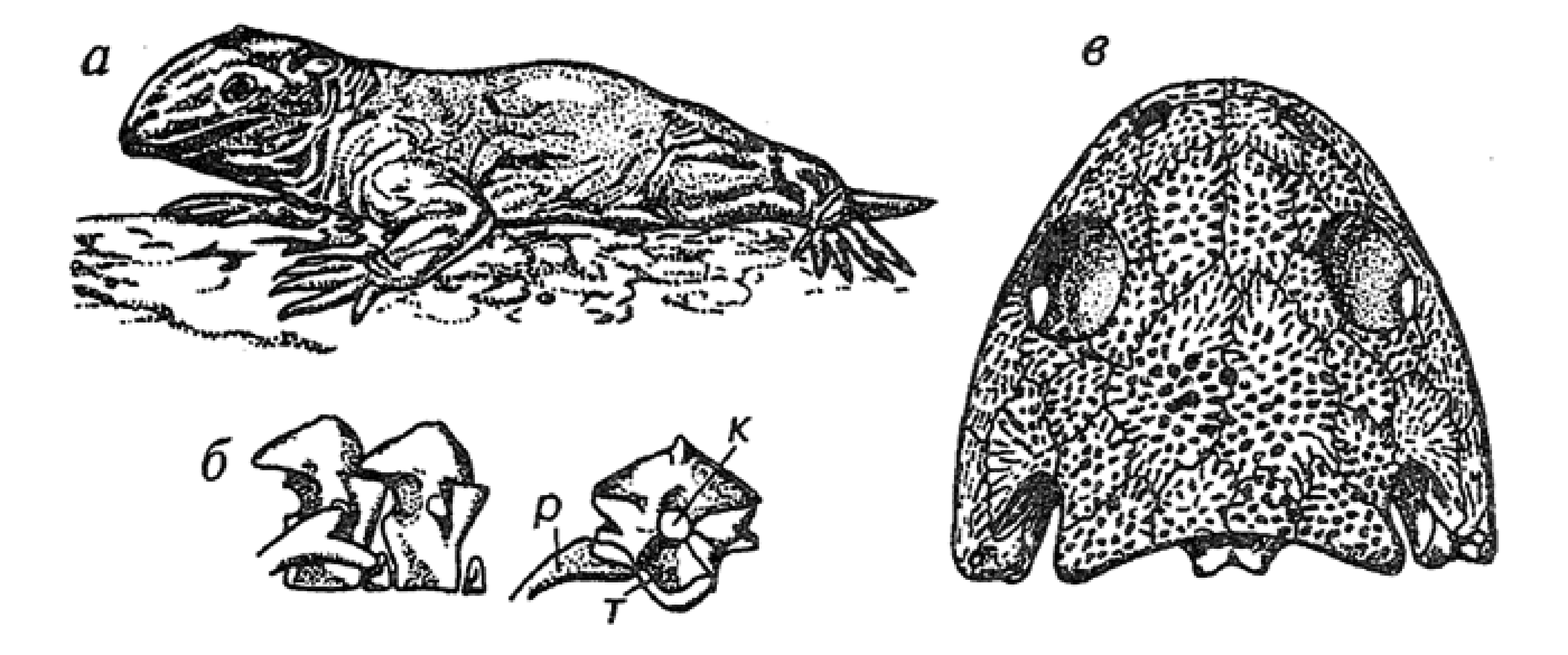


Рис. 230. Сеймуриаморфы (P)
Seymouria (P_2): *а* — реконструкция, *б* — строение лепоспондиального позвонка, *в* — череп сверху. к — канал для спинно-мозгового тяжа, р — ребро, т — тело позвонка

Сеймуриаморфы обладали головным панцирем с ушными вырезками, сходными с таковыми у земноводных из эмболомерных стегоцефалов; имели один затылочный мыщелок, как у древних земноводных из лабиринтодонтных стегоцефалов, и лепоспондильные позвонки (рис. 230). Размеры сеймуриаморф около 1 м. Время существования — пермь.

Одни исследователи оставляют сеймуриаморф среди земноводных, а другие исключают из этого класса и вместе с черепахами и котилозаврами объединяют в класс парарептилий.

Стегоцефалы обитали в континентальных пресноводных водоемах: болотах, озерах и реках. Время существования стегоцефалов — поздний девон — ранний мел.

Современные «голые» земноводные впервые появились в триасе. Они представлены группами бесхвостых (лягушки, жабы, квакши), хвостатых (тритоны, саламандры) и безногих (червяги).

Время существования класса земноводных — поздний девон — современность; расцвет в карбоне — перми и в настоящее время.

Класс Парарептилии. Classis Parareptilia

(греч. para — возле, рядом идущий;
лат. repere — пресмыкаться; reptilia — пресмыкающиеся)

Представители нового класса парарептилий сочетают в своем строении признаки двух классов — земноводных и пресмыкающихся. Раньше их рассматривали как промежуточную группу, а в настоящее время парарептилий считают специализированной ветвью, возникшей позднее пресмыкающихся, но имеющей с ними и с некоторыми земноводными ряд сходных черт строения. Па-

рарептилии обладают зародышевыми оболочками (размножение яйцами, а не икрой), дышат легкими, реже жабрами, имеют пятипалые конечности. Названные особенности специфичны для пресмыкающихся и других высших тетрапод. В отличие от пресмыкающихся череп парарептилий, как и земноводных, не имеет височных окон (анапсидный тип, см. рис. 232, *а*). У большинства парарептилий покровные кости черепа, образующие головной сплошной панцирь, хорошо развиты и несут скульптуру. Кроме того, для парарептилий характерно наличие теменного глаза; позвонки преимущественно лепоспондильного типа строения; зубы имеются не только на челюстях, но и на нёбных костях.

К парарептилиям относятся некоторые сеймуриаморфы, часть котилозавров и черепахи. Наиболее примитивные парарептилии, в том числе некоторые сеймуриаморфы (род Kotlassia), могли жить только в воде и дышать только жабрами. Пермь.

Самые впечатляющие парарептилии — парейазавры, или «щекастые ящеры», имели головной панцирь без ушных вырезок и скульптированные покровные кости. Это были крупные животные длиной до 4 м, получившие свое название по сильно разросшимся скуловым костям (рис. 231). По образу жизни это были амфибионтные животные; питались они мелкими водорослями. Пермь.

Для черепах характерен туловищный панцирь, одевающий все тело. Панцирь состоит из плотно сросшихся наружных роговых пластин и внутренних костных, представляющих собой сильно расширенные ребра. Длина панциря может достигать 2 м. У черепах отсутствуют зубы, челюсти имеют клювовидную форму. Черепахи происходят от котилозавров. Триас — современность.

Парарептилии обитают на суше и в пресноводных и морских бассейнах. По способу питания растительноядные и плотоядные. Средний карбон — современность.

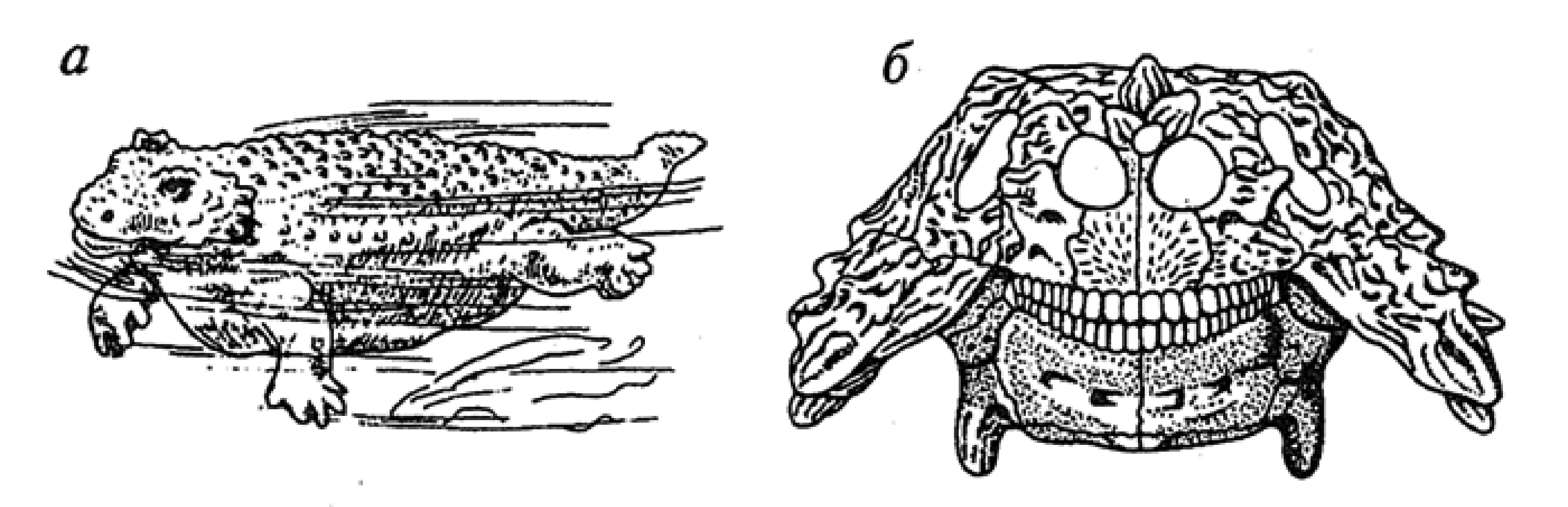


Рис. 231. Класс Parareptilia (C_3–Q)
Scutosaurus (P_2): *а* — реконструкция (Ивахненко, Корабельников, 1987), *б* — вид черепа спереди (Кэрролл, 1992)

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии. Classis Reptilia

(лат. repere — пресмыкаться; reptilia — пресмыкающиеся)

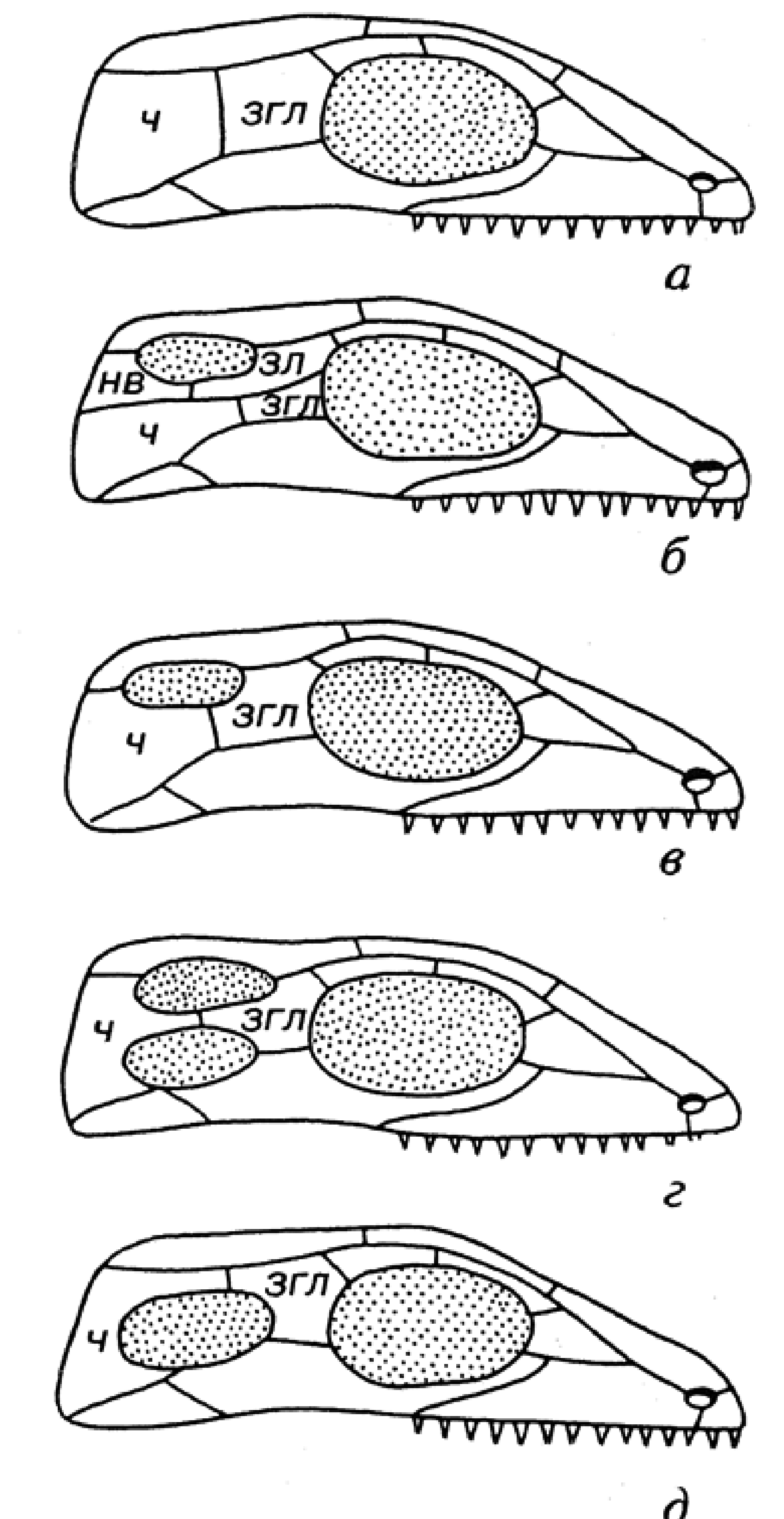
Рептилий вместе с птицами, млекопитающими и парарептилиями относят к высшим тетраподам, так как у них имеются зародышевые оболочки (группа Amniota). Развитие зародышевых оболочек, а отсюда возможность размножения яйцами вне водной среды, в совокупности с легочным дыханием и развитием височных окон позволило рептилиям резко расширить ареалы обитания и видоизменить характер пищи.

Строение, внешний вид, образ жизни и размеры пресмыкающихся различны. Древние группы обнаруживают сходство с земноводными и парарептилиями, более молодые — с птицами и млекопитающими, вплоть до появления теплокровности, вторичного нёба, четырехкамерного сердца, перьев, шерсти и т.д. Внешний вид и образ жизни пресмыкающихся также колеблются в больших пределах: от рыбообразных морских форм с ластами-плавниками до наземных бегающих и летающих чудовищ и зверообразных шерстистых форм, похожих на млекопитающих. Длина водных и сухопутных пресмыкающихся достигает 35 м, а размах крыльев летающих — 11–16 м. Наиболее известными рептилиями среди ископаемых являются динозавры и летающие ящеры — птерозавры, а среди современных — крокодилы, змеи, ящерицы.

Признаки рептилий, позволяющие отличить их от других классов тетрапод, образуют целый комплекс. Для палеонтологии имеет значение прежде всего костный материал. У рептилий в отличие от парарептилий череп несет височные окна. В отличие от земноводных у рептилий кроме височных окон имеется грудная клетка, возникшая за счет срастания ребер с грудиной и т.д. От млекопитающих рептилии отличаются присутствием одного мыщелка, сочленяющего череп с позвоночником (редко двух, как у млекопитающих), нефиксированным числом (5–8) позвонков в шейном отделе (у млекопитающих, как правило, 7); разнообразным строением позвонков: известны амфицельные, процельные и опистоцельные позвонки, как у рыб, земноводных и парарептилий; редко встречаются платицельные, характерные для млекопитающих. Отличия между рептилиями и птицами приведены ниже при характеристике последних.

По числу височных окон (одно или два) и характеру сочленения граничащих с ними костей (обычно чешуйчатой и заднеглазничной) выделяют четыре типа строения черепа; парапсидный, эвриапсидный, синапсидный и диапсидный (рис. 232). Черепа без височных окон называют анапсидными, они встречаются у рыб, земноводных и парарептилий. У рептилий с каждой стороны

Рис. 232. Типы черепов классов Parareptilia и Reptilia
а — анапсидный, *б* — парапсидный, *в* — эвриапсидный, *г* — диапсидный, *д* — синапсидный. Кости: згл — заднеглазничная, зл — заднелобная, нв — надвисочная, ч — чешуйчатая



черепа развиты одно или два височных окна и соответственно одна или две пары височных дуг. Для трех типов черепов: парапсидного, эвриапсидного и синапсидного — характерно наличие одного, а для четвертого — диапсидного типа — двух височных окон.

Парапсидный тип черепа (греч. para — возле, рядом идущий; apsis, apsidos — свод, арка) — наиболее высокое положение височного окна, под которым располагаются надвисочная и заднелобная кости, а уже ниже них находятся чешуйчатая и заднеглазничная. Эвриапсидный тип черепа (греч. eurys — широкий) — верхнее положение височного окна, под которым смыкаются чешуйчатая и заднеглазничная кости. Синапсидный (греч. syn — вместе) — нижнее височное окно, над которым смыкаются чешуйчатая и заднеглазничная кости. Диапсидный тип черепа (греч. di, dis — два, дважды) обладает двумя височными окнами, а между ними располагаются упомянутые кости (чешуйчатая и заднеглазничная).

Формирование височных окон связано с редукцией покровных костей головного панциря, что обеспечивало рациональное размещение более мощной челюстной мускулатуры и совершенное действие челюстей. Кроме того, за счет перекомбинации различных косточек произошло и усложнение слухового аппарата.

Класс рептилий по строению черепа и конечностей в сочетании с другими признаками подразделен на пять подклассов:

ихтиозавры (Ichthyosauria), синаптозавры (Synaptosauria), чешуйчатые (Lepidosauria), архозавры (Archosauria) и синапсиды (Synapsida). Древние рептилии произошли от земноводных, вероятно, от примитивных батрахозавров. Систематика рептилий во многом дискуссионна, особенно в тех случаях, когда они обладают смешанным набором признаков, характерных для разных групп.

Основная часть рептилий является обитателями только суши. Другие освоили и водные пространства, вплоть до морских. Некоторые рептилии освоили воздушную среду раньше птиц и могли вести активный летающий образ жизни. По способу питания известны растительноядные, плотоядные, насекомоядные и всеядные формы. Растительноядными являются только некоторые динозавры, текодонты и лепидозавры (ящерицы).

Карбон — современность.

Подкласс Ихтиозавры. Subclassis Ichthyosauria

(греч. ichthys — рыба; sauria — ящерица)

Ихтиозавры — наиболее примитивные рептилии, внешне сходные с дельфинами и рыбами; длина тела достигала 15 м. Они имели парапсидный тип черепа, отверстие для теменного глаза, кольцо мелких косточек вокруг парных глаз (склеротическое кольцо), двояковогнутые — амфицельные позвонки (рис. 233). Конечности в виде ласт, основа которых образована укороченными костями конечностей при увеличенном числе как фаланг пальцев (полифалангия), так и собственно пальцев до 7–8 (полидактилия). Ихтиозавры были активными морскими хищниками сублиторали. Они охотились на рыб, а некоторые и на белемнитов. Среди рептилий ихтиозавры представляют достаточно загадочную группу: неизвестно их происхождение; примитивные черты строения сочетаются с прогрессивными (живорождение).

В последние годы для этого подкласса иногда используется другое название — Ichthyopterygia, или рыбоплавниковые. Находки ихтиозавров известны по всему миру, что свидетельствует об их широком распространении. Средний триас — мел, расцвет в ранней юре.

Условно к подклассу ихтиозавров относят мезозавров — крокодилообразных водных рептилий с плавниками (поздний карбон или ранняя пермь), которых иногда выделяют и отдельно в ранге подкласса.

Ихтиозавры вместе с плакодонтами образуют одну филетическую группу, дивергенция которой произошла в перми. Видимо, эта группа имела корни, общие с синапсидами.

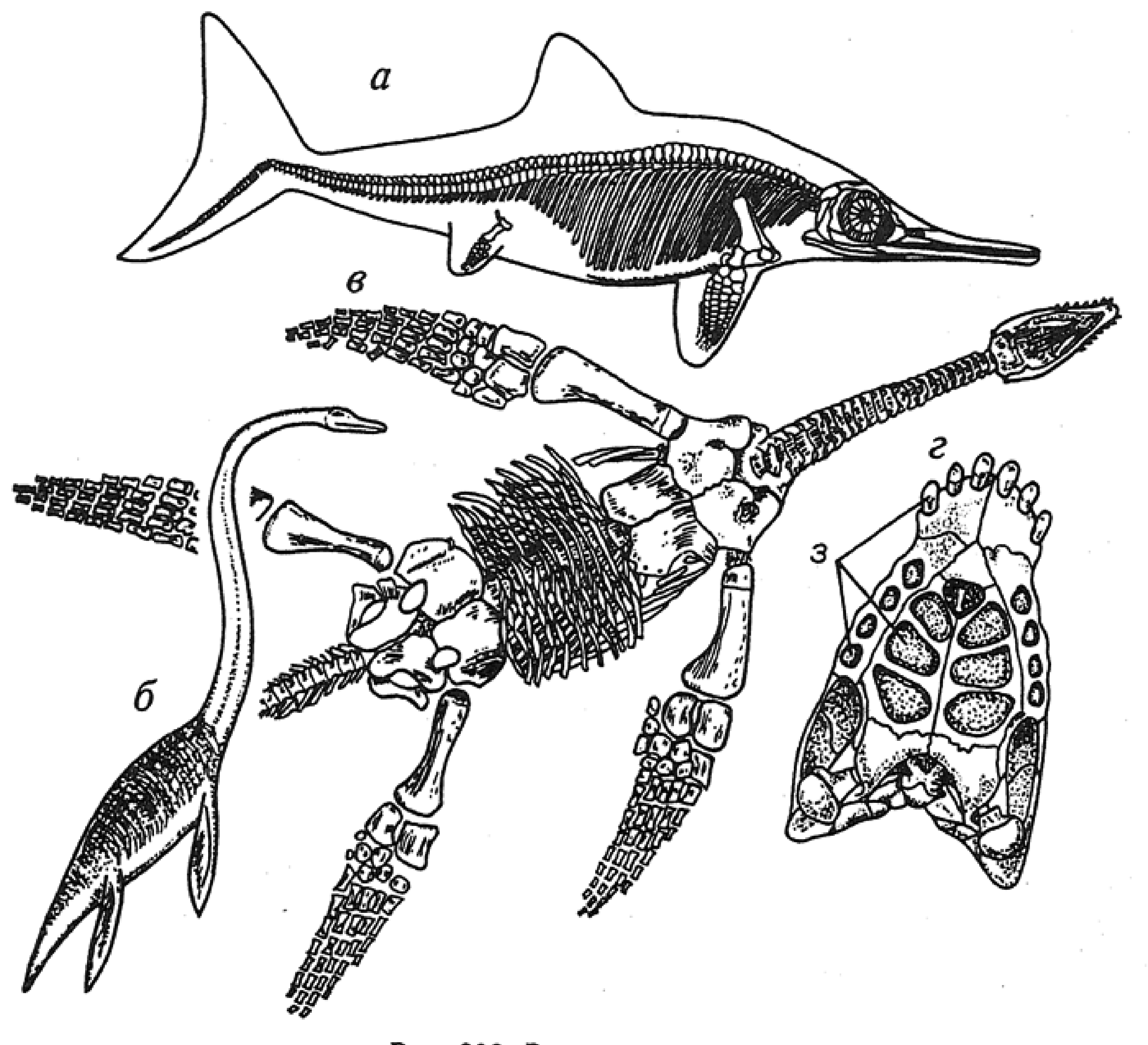


Рис. 233. Водные рептилии
Подкласс Ichthyosauria (T_2–K): *а* — Ichthyosaurus (J); подкласс Synaptosauria (P–K): *б* — Plesiosaurus (T_3–J_1), *в* — Pliosaurus (J_3), *г* — Placodus (J_3). з — зубы

Подкласс Синаптозавры, или Эвриапсиды. Subclassis Synaptosauria, или Euryapsida

(греч. synapsis — соединение, связь; sauria — ящерицы)

Синаптозавры обладают эвриапсидным типом черепа и плоскими — платицельными, реже амфицельными, позвонками. Облик синаптозавров представлен тремя основными морфотипами, известными под названием плезиозавров, плиозавров и плакодонтов.

Плезиозавры — Plesiosauria (греч. plesios — близкий; sauria — ящерицы) — обладали длинной шеей с маленькой головой, веретеновидным телом, пятипалыми ластовидными конечностями и хвостом различной длины (см. рис. 233, *б*). Число шейных позвонков могло достигать 76. Размеры плезиозавров до 16 м. Средний триас — мел.

Плиозавры — Pliosauria (греч. pleion — более многочисленный) — имели укороченную шею с большой крупной головой,

бочонко- или веретеновидным туловищем, ластовидными конечностями и хвостом различной длины (см. рис. 233, *в*). Число шейных позвонков не превышало 30. Максимальные размеры плиозавров до 15 м при длине черепа до 4 м. Поздняя юра — мел.

Плезиозавры и плиозавры имели острые конические зубы вдоль краев челюстей — признак, характерный для *отряда завроптеригий* (*Sauropterygia*).

Другой *отряд — плакодонты — Placodontia* (греч. plax, plakos — плоскость, пластина; odus, odontos — зуб) — внешне напоминает черепах. Задние челюстные зубы в полости рта были плоскими давящими, расположенными по краю челюстей и на нёбных костях. Передние челюстные зубы были превращены в долотовидные резцы или заменены роговым клювом (см. рис. 233, *г*). Средний триас — ранняя юра.

Синаптозавры были плотоядными морскими рептилиями. Плезиозавры и плиозавры вели хищный образ жизни, питались рыбами и головоногими моллюсками. Плакодонты питались бентосными беспозвоночными, преимущественно двустворчатыми моллюсками, отрывая их от субстрата передними зубами и раздавливая их плоскими задними; плакодонты с роговыми клювами, вероятно, использовали в пищу планктон и (?) донные водоросли. Яйца водных форм неизвестны, видимо, синаптозавры откладывали их на суше. Пермь — мел.

Подкласс Лепидозавры. Subclassis Lepidosauria

(греч. lepis, lepidos — чешуя; sauria — ящерицы)

Лепидозавры, т.е. «чешуйчатые ящеры», имеют диапсидный тип черепа с двумя парами височных окон, нижняя из которых или обе пары могли редуцироваться, как у ящериц и змей (см. рис. 232, *г*). Позвонки обычно амфицельные или процельные. У многих форм имеется отверстие для теменного глаза. Кожа покрыта роговыми чешуйками и пластинками. Среди лепидозавров выделяют следующие отряды: эозухии, клювоголовые (гаттерии), чешуйчатые (мозазавры, ящерицы, гекконы, вараны, хамелеоны, змеи и др.). Максимальные размеры лепидозавров — 4 м (ящерицы — вараны), 11 м (змеи) и 12–15 м (мозазавры).

Вымершие эозухии — Eosuchia (греч. eos — заря, утро; suchos — «крокодил» по-египетски) — имели размеры не более 0,5 м, внешне напоминали ящериц и крокодилов. В отличие от ящериц зубы развивались не только на челюстях, но и на нёбе; они находились в отдельных ячейках и не прирастали к костям; присутствовали обе пары височных окон. Отличия от крокодилов еще

более резкие. Эозухии — наземные и древесные насекомоядные формы. Пермь — ранний триас.

Мозазавры — Mosasauria (Mosa — лат. название р. Маас) — гигантские морские животные крокодилоподобной формы с ластовидными конечностями и крупной головой. Они были агрессивными хищниками мелководья позднемеловых морей.

Лепидозавры — преимущественно наземные формы, реже плавающие водные. Некоторые представители лепидозавров известны как животные, лазающие по деревьям и скалам, есть находки «летающих» — планирующих, часть лепидозавров зарывается в почву. По характеру питания — плотоядные, насекомоядные, реже растительноядные или всеядные. Поздний карбон — современность (ящерицы появляются с триаса, от них в меловом периоде происходят змеи).

Подкласс Архозавры. Subclassis Archosauria

(греч. archaios — древний, первый; sauria — ящерицы)

Наиболее разнообразный подкласс пресмыкающихся как по внешнему облику и размерам, так и по строению скелета, кожных образований, физиологии, образу жизни и среде обитания. Общими признаками архозавров являются диапсидный тип черепа (два височных окна), дополнительные предглазничные отверстия — окна, а также текодонтные зубы, формирующиеся в отдельных ячейках (альвеолах) и не имеющие корней.

Подкласс архозавров разделен на четыре надотряда: текодонты, динозавры, птерозавры и крокодилы. Разделение не является общепринятым с точки зрения как естественности групп, так и систематического и таксономического положения. Так, динозавры представляют собой сборную группу; птерозавры, или летающие ящеры, в связи с их воздушным образом жизни, вероятно, могут быть выделены в самостоятельный подкласс.

Поздняя пермь — современность. Текодонты — поздняя пермь — триас; динозавры — средний триас — мел; птерозавры — поздний триас — мел; крокодилы — поздний триас — современность.

Надотряд Текодонты. Superordo Thecodontia

(греч. theke — коробка, ячейка; odus, odontos — зуб)

Текодонты — самые древние архозавры, возникшие в поздней перми от эозухий (подкласс чешуйчатых ящеров). Как и у эозухий, череп имел диапсидное строение; зубы текодонтные, не прираставшие к костям челюстей; конечности пятипалые. В отличие

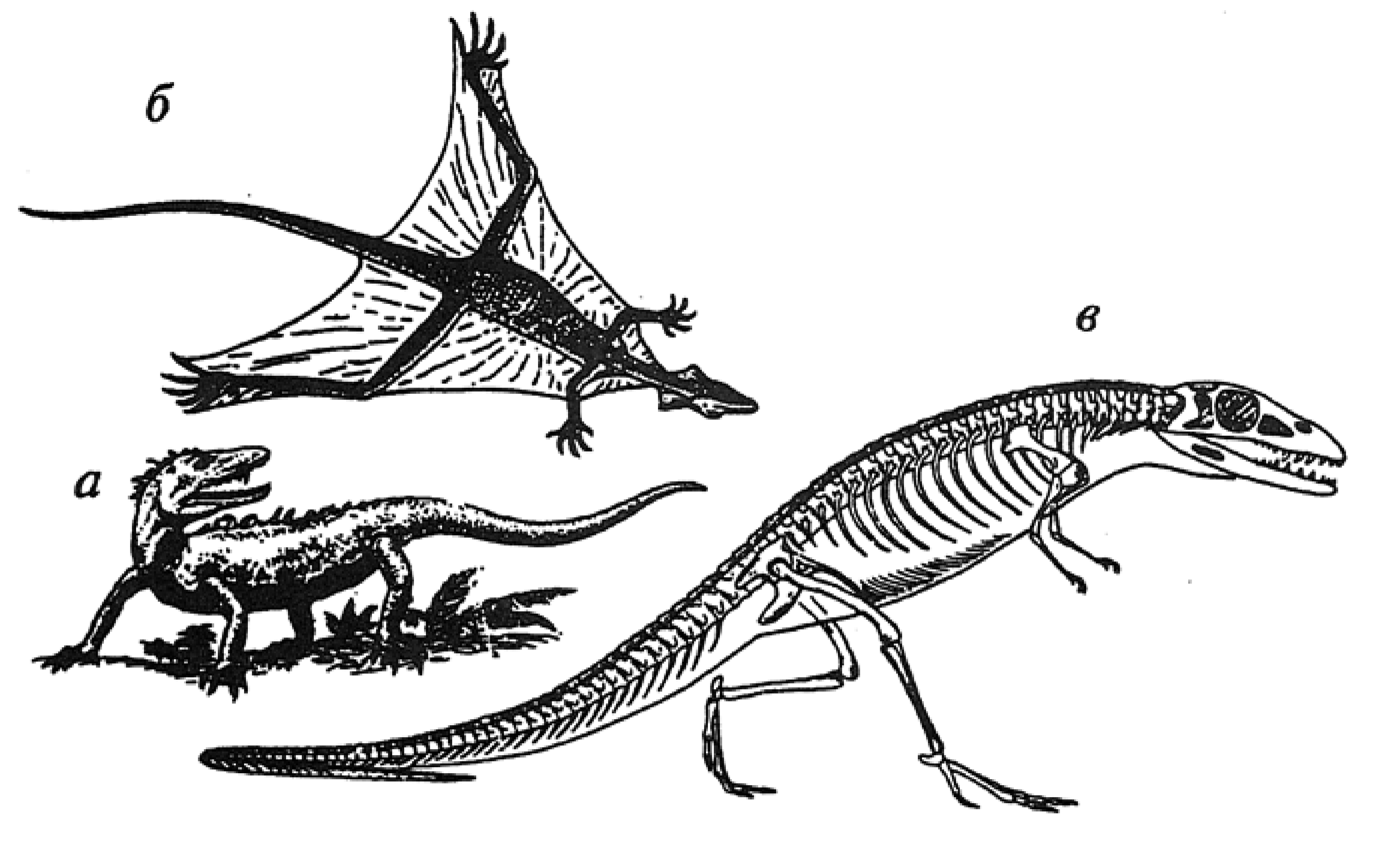


Рис. 234. Надотряд Thecodontia (P_2–T)
а — Mesenosaurus (P), реконструкция; *б* — Sharovipterix (J), реконструкция (*а*, *б* — Ивахненко, Корабельников, 1987); *в* — Saltosuchus (T_3)

от эозухий у текодонтов появилась предглазничная впадина, редуцировалось отверстие для теменного глаза, исчезли нёбные зубы.

Текодонты отличаются по внешнему облику и образу жизни. Среди них были формы, сходные с бегающими, лазающими и летающе-планирующими ящерицами, некоторые были похожи на динозавров и крокодилов (рис. 234). Максимальные размеры текодонтов до 6 м. Передвижение осуществлялось на четырех или двух ногах. Плотоядные и насекомоядные текодонты объединены в группу псевдозухий — Pseudosuchia (греч. pseudos — ложь; suchos — «крокодил» по-египетски), растительноядные — в группу фитозавров — Phytosauria (греч. phyton — растение; sauria — ящерицы). Псевдозухии дали начало динозаврам, птерозаврам, крокодилам и, возможно, птицам. Поздняя пермь — триас.

Надотряд Динозавры. Superordo Dinosauria

(греч. deinos — страшный, странный; sauria — ящерицы)

Динозавры — самая известная мезозойская группа среди ископаемых пресмыкающихся, возникшая в среднем триасе, достигшая необычайного разнообразия и размеров в юре и мелу и вымершая в конце мела (рис. 235). Кроме разнообразия, унаследованного от текодонтов, возникла еще одна жизненная форма, напоминающая бегающих страусоподобных птиц. Мезозой часто

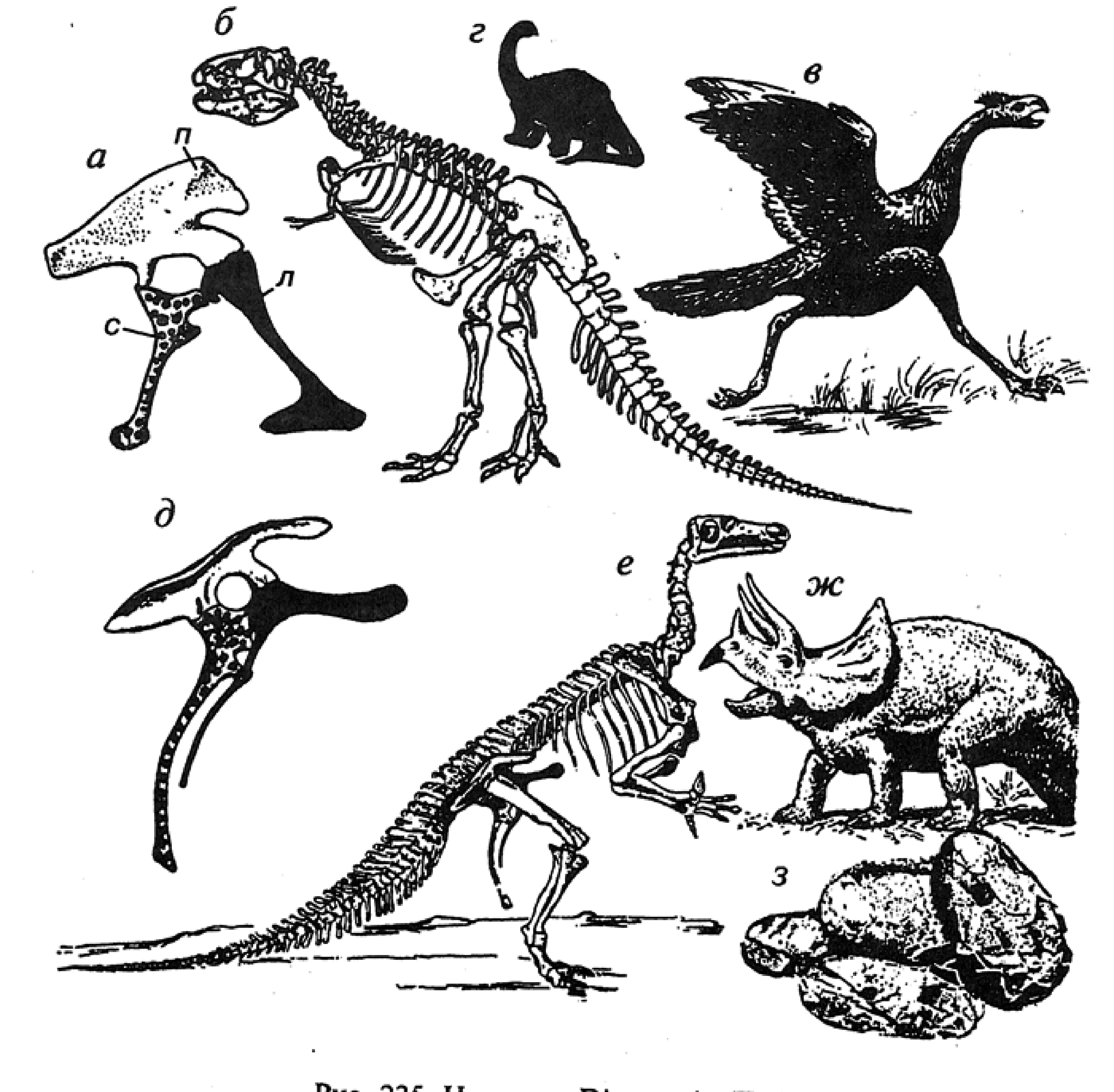


Рис. 235. Надотряд Dinosauria (T_2–K)
а–г — отряд Saurischia (T_2–K): *а* — схема строения таза, *б* — Tyrannosaurus (K_2), скелет, *в* — Avimimus (K_2), *г* —зауроподы (T_3–K), реконструкция; *д–ж* —отряд Ornithischia (T_3–K): *д* — схема строения таза, *е* — Iguanodon (K_1), *ж* — Triceratops (K_2); *з* — яйца динозавров. Кости: л — лобковая, п — подвздошная, с — седалищная

называют «веком динозавров». Динозавры, как и их предки — псевдозухии из надотряда текодонтов, обладали диапсидным типом черепа, зубами текодонтного типа, но в отличие от текодонтов у них сложный крестец из пяти позвонков. Головной мозг динозавров был небольшим, известны формы, у которых объем головного мозга был в 15–20 раз меньше объема спинного мозга в области крестца.

Динозавры передвигались на четырех или двух конечностях. Наиболее ранние динозавры были небольшими животными, они имели в длину около 20 см и были размером с кошку, размеры гигантских животных достигали 23–35 м. Динозавры обитали преимущественно на суше, но могли передвигаться и существовать и

49*

в прибрежных водах, выходя на сушу для откладывания яиц. Возможно, многие были теплокровными, на что указывает строение костей, обладавших множеством кровеносных полостей. Среди динозавров выделяют два отряда: ящеротазовые (хищные и растительноядные) и птицетазовые (только растительноядные), отличающиеся между собой по строению тазового пояса. Возможно, они независимо произошли от разных псевдозухий. В настоящее время новый фактический материал не всегда позволяет провести такое разграничение.

Отряд Saurischia (греч. sauria — ящерицы; ischium — седалищная кость тазового пояса) — ящеротазовые динозавры обладали трехлучевым строением таза, при этом три тазовые кости (подвздошная, седалищная и одноветвистая лобковая) были ориентированы в разные стороны, напоминая рогатку (см. рис. 235, *а*). Зубы имели разную величину и располагались в полости рта в один ряд. Среди ящеротазовых динозавров известны двуногие и четвероногие, хищные и растительноядные, наземные и прибрежно-полуводные формы. Их размеры изменяются в диапазоне от 20 см до 35 м, считая длину хвоста. Средний триас — мел.

Хищные ящеротазовые динозавры были двуногими. Они получили название *тероподы*, или *звероногие*. К ним относятся страусоподобные бегающие целурозавры (род Avimimus, средний триас — мел) и карнозавры (юра — мел). Среди карнозавров (лат. caro, carnis — мясо) встречаются такие гигантские формы, как аллозавры — Allosaurus (поздняя юра), американские тиранозавры — Tyrannosaurus и монгольские тарбозавры — Tarbosaurus (поздний мел). Они достигали в высоту 4–5 м, в длину — 10–15 м, обладали мощными нижними четырехпалыми конечностями с укороченным первым пальцем с когтями и редуцированными укороченными верхними конечностями — «ручками» с числом пальцев до двух–трех. Крупная высокая уплощенная с боков голова (длина черепа могла достигать 1,5 м) находилась на короткой шее. Огромная пасть несла один краевой ряд конических массивных зубов разного размера.

Растительноядные ящеротазовые динозавры были четвероногими формами. Они получили название *завроподы*, или *ящероногие* (поздний триас — мел). Это гигантские Diplodocus (юра), Brontosaurus (юра) и подобные им формы, которые имели четыре мощные массивные столбовидные конечности. Маленькая голова располагалась на длинной шее. Хвост был очень длинным, мог превышать длину тела. Челюсти несли по одному краевому ряду тонких притупленных зубов.

Диплодоки и подобные ему завроподы достигали в длину 23–35 м, в высоту — 4–6 м, а при вытягивании шеи вверх их высота могла возрастать до 12 м и более. Вероятно, они обитали только в

прибрежье, проводя большую часть времени в воде, облегчая вес тела на вес вытесненной воды, что способствовало более активному передвижению в воде. Не исключено, что они могли существовать в степных и лесостепных районах.

Отряд Ornithischia (греч. ornis, ornithos — птица; ischium — седалищная кость тазового пояса) — птицетазовые динозавры обладали четырехлучевым строением таза с двуветвистой лобковой костью. Одна ветвь лобковой кости была ориентирована параллельно седалищной, а другая — почти параллельно подвздошной (см. рис. 235, *д*). Расположение зубов в челюстях было многорядным, передние части челюстей у некоторых форм имели роговой чехол — клюв.

Птицетазовые динозавры были только растительноядными, хищные формы среди них неизвестны; по внешнему облику они не менее разнообразны, чем ящеротазовые. По способу передвижения птицетазовые были двуногими и четвероногими, а по среде обитания — наземными и прибрежно-полуводными. Их размеры достигали 10–15 м. Поздний триас — мел.

Среди четвероногих птицетазовых динозавров известны стегозавры, анкилозавры и цератопсы — рогатые динозавры. Для стегозавров — Stegosauria (греч. stego — покрывать) — характерна дуговидно-выпуклая спина с двумя рядами вертикально стоящих пластинок; хвост с шипами; маленькая голова; четыре массивные конечности, передние конечности короче задних. Длина тела до 6–10 м, высота спинных пластин до 1 м. Стегозавры — наземные формы. Юра — ранний мел.

У анкилозавров — Ankylosauria (греч. ankylos — кривой, изогнутый) — развиты толстые скульптированные панцирные пластинки с шипами, сливающимися в сплошной панцирь («панцирные динозавры»); по некоторым признакам они похожи на щекастых ящеров — парейазавров. Анкилозавры — наземные формы, длина тела до 6 м. Средняя юра — мел.

Для цератопсов — Ceratopsia (греч. keras — рог; ops — глаз) — «рогатых ящеров» — характерна крупная голова в 1/3 туловища, оканчивающаяся сзади костным расширением в виде воротника (см. рис. 235, *ж*). Голова несла от одного до трех рогов, у древних форм рога могли отсутствовать. Зубы были многорядными, передние части челюстей роговые клювовидные. Конечности оканчиваются копытами. Передние четырехпалые были короче задних пятипалых. Высота тела до 3 м, длина до 6–8 м, размеры черепа до 1,5–3 м. Цератопсы — наземные формы. Поздний мел.

Среди двуногих птицетазовых динозавров наиболее известны игуанодоны и утконосые динозавры, или гадрозавры. У игуанодонов — Iguanodon (исп. iguana — ящерица; греч. odus, odontos —

зуб) — мощные трехпалые задние конечности выполняли опорную функцию; передние пятипалые конечности заметно укорочены, первый палец оттопырен вверх в виде массивного шипа. Голова крупная, лопатовидные зубы располагались в несколько рядов, челюсти оканчивались клювовидно и беззубо. Размеры игуанодонов до 5–10 м. Они существовали вблизи водоемов, преимущественно в кустарнико-древесных участках. Ранний мел. На примере игуанодонов мы видим, что реконструкции ископаемых нередко бывают противоречивы (см. форзац 3).

От игуанодонов в позднем мелу возникли утконосые динозавры. Они, как, например, Saurolophus (греч. sauros — ящерица; lophos — гребень), обладали мощной головой с костным гребнем и широким утинообразным «клювом». Зубы располагались кассетами в несколько рядов, их общее число достигало 1000 у заурлофа и 2000 у близкого ему рода траходон. Между четвертым и пятым пальцами могла располагаться кожистая плавательная перепонка. Задние конечности были почти в два раза мощнее и длиннее передних. Хвост длинный, мощный в начале и тонкий в конце. Высота этих динозавров достигала 5–15 м. Они вели прибрежно-полуводный образ жизни и селились вдоль побережья. Поздний мел.

От динозавров кроме скелетов сохранились кладки яиц разного объема, гнезда с остатками пищи и детенышей, форма и расположение яиц в кладке, отпечатки и фрагменты кожного покрова, следы хождения, желудки с полостями, заполненными едой. Диаметр яиц достигал 30 см. Для некоторых динозавров установлено, что инкубация яиц проходила в кучах разлагающихся растительных остатков, подобно тому, как это наблюдается у «сорных кур» Австралии. Возможно, редуцированные передние конечности тиранозавров и близких к ним форм использовались при уходе за кладкой яиц. Причины вымирания динозавров являются предметом постоянных оживленных дискуссий. Средний триас — мел, расцвет — юра.

Надотряд Птерозавры, или Крылатые ящеры. Superordo Pterosauria

(греч. pteron — крыло; sauria — ящерицы)

Птерозавры — экологически узкоспециализированная группа рептилий, которая вела летающий образ жизни (рис. 236). У всех форм имелись крыловидные кожные летательные перепонки, мощная грудина, диапсидный тип черепа и кости с воздушными полостями. Летательная перепонка являлась продолжением кожной

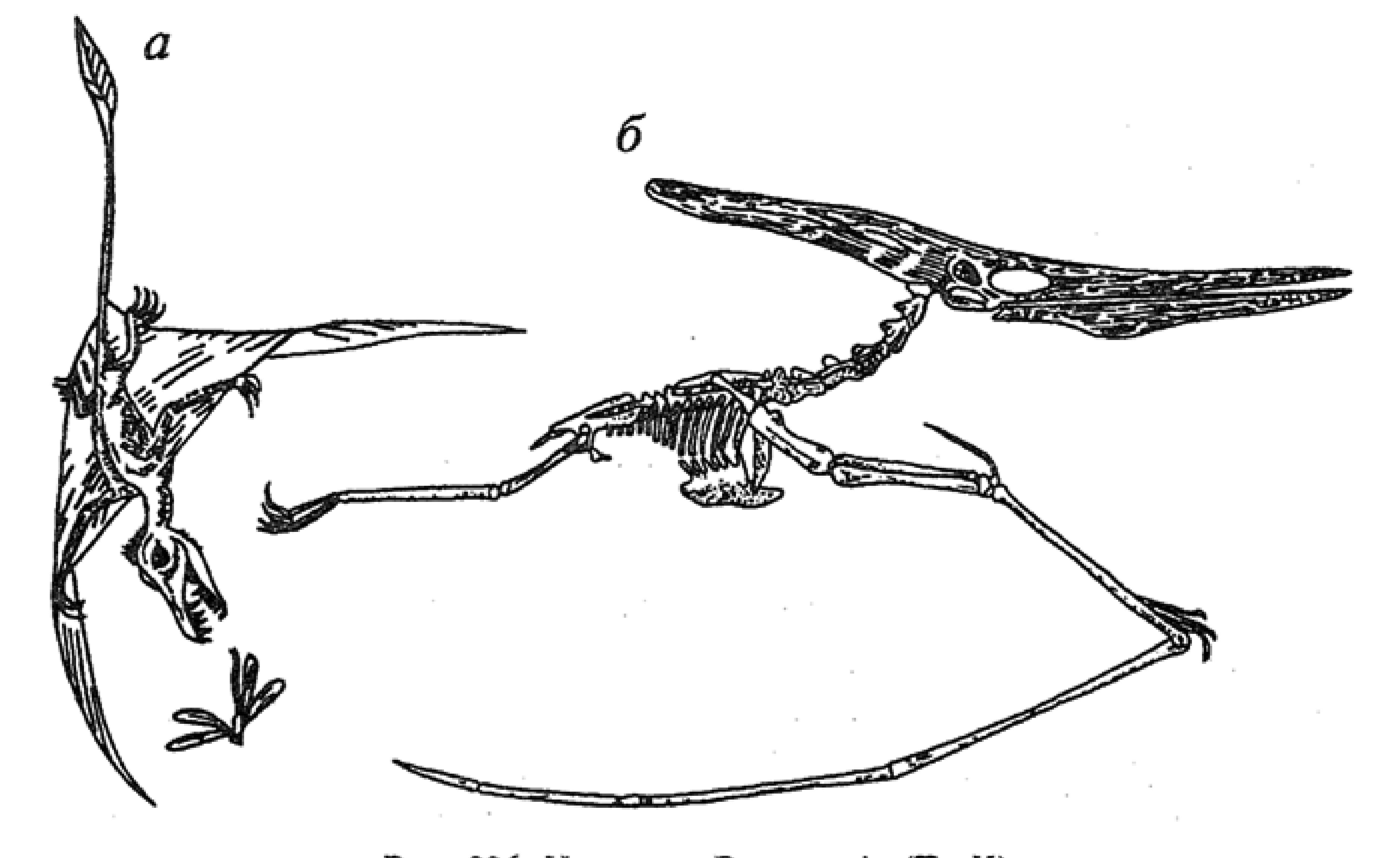


Рис. 236. Надотряд Pterosauria (T_3–K)
а — рамфоринх Sordes (J) (Ивахненко, Корабельников, 1987); *б* — птеродактиль Pteranodon (K_2)

складки, идущей от туловища. Она крепилась на чрезвычайно удлиненном «мизинце». Остальные пальцы были сильно укорочены, вплоть до редукции одного из них, оканчивались когтями и незначительно выступали за пределы перепонки. У некоторых птерозавров летательная перепонка расширялась до задних конечностей и хвоста, а иногда продолжалась до основания шеи. Хвост был от очень длинного до сильно укороченного, кожа голая или с волосовидным покровом, зубы имелись или отсутствовали, число пальцев равнялось пяти или четырем. Величина птерозавров колебалась от размеров воробья до гигантских чудовищ с размахом крыльев до 11–16 м и весом до 24 кг.

Среди птерозавров выделяют два отряда: рамфоринхов и птеродактилей. Рамфоринхи — Rhamphorhynchoidei (греч. rhamphos — клюв; rhis, rhinos — нос) — обладали длинным хвостом с расширенной ромбовидной лопастью на конце, пятипалыми задними конечностями, хорошо развитыми зубами, короткой шеей (см. рис. 236, *а*). Размеры тела от нескольких сантиметров до 0,5 м, размах крыльев до 2–2,5 м. Поздний триас — юра.

Птеродактили Pterodactyloidei (греч. pteron — крыло; dactylos — палец, выступ) — имели короткий хвост или его рудимент, четырех-пятипалые задние конечности, слабо развитые зубы или беззубый клюв, удлиненную шею (см. рис. 236, *б*). Размеры с воробья и ворону (Pterodactylus, поздняя юра) до гигантов с размахом крыльев до 11–16 м (Pteranodon, поздний мел). Юра — мел.

Птерозавры произошли от планирующе-летающих псевдозухий из надотряда текодонтов. Они обитали вдоль побережий морей, лагун и озер, питаясь рыбой, насекомыми и другими беспозвоночными, реже планктоном и (?) растительностью. Многие птерозавры, подобно пеликанам, имели горловой мешок. Поздний триас — мел.

Подкласс Зверообразные, или Синапсиды. Subclassis Theromorpha, или Synapsida

(греч. therion — зверь; morphe — образ, вид; syn — вместе; apsis, apsidos — свод, арка)

Зверообразные были четвероногими пресмыкающимися с синапсидным типом черепа (см. рис. 232, *д*). Нижняя челюсть состояла из нескольких костей, а не из одной, как у млекопитающих. Череп соединялся с позвоночным столбом одним или двумя мыщелками. В процессе эволюции у зверообразных формировался комплекс признаков, присущий млекопитающим: наличие двух мыщелков черепа, развитие вторичного нёба, постепенная дифференциация зубной системы, наличие волосяного покрова, теплокровность, а также сходный внешний облик (рис. 237). Это и послужило названием подкласса зверообразных, так как звери — сборное название млекопитающих. Максимальные размеры 2–6 м.

Древние палеозойские примитивные зверообразные объединены в отряд пеликозавров, более прогрессивные — в отряд терапсид. Пеликозавры — Pelycosauria (греч. pelikos — секира) — имели недифференцированные или слабо дифференцированные

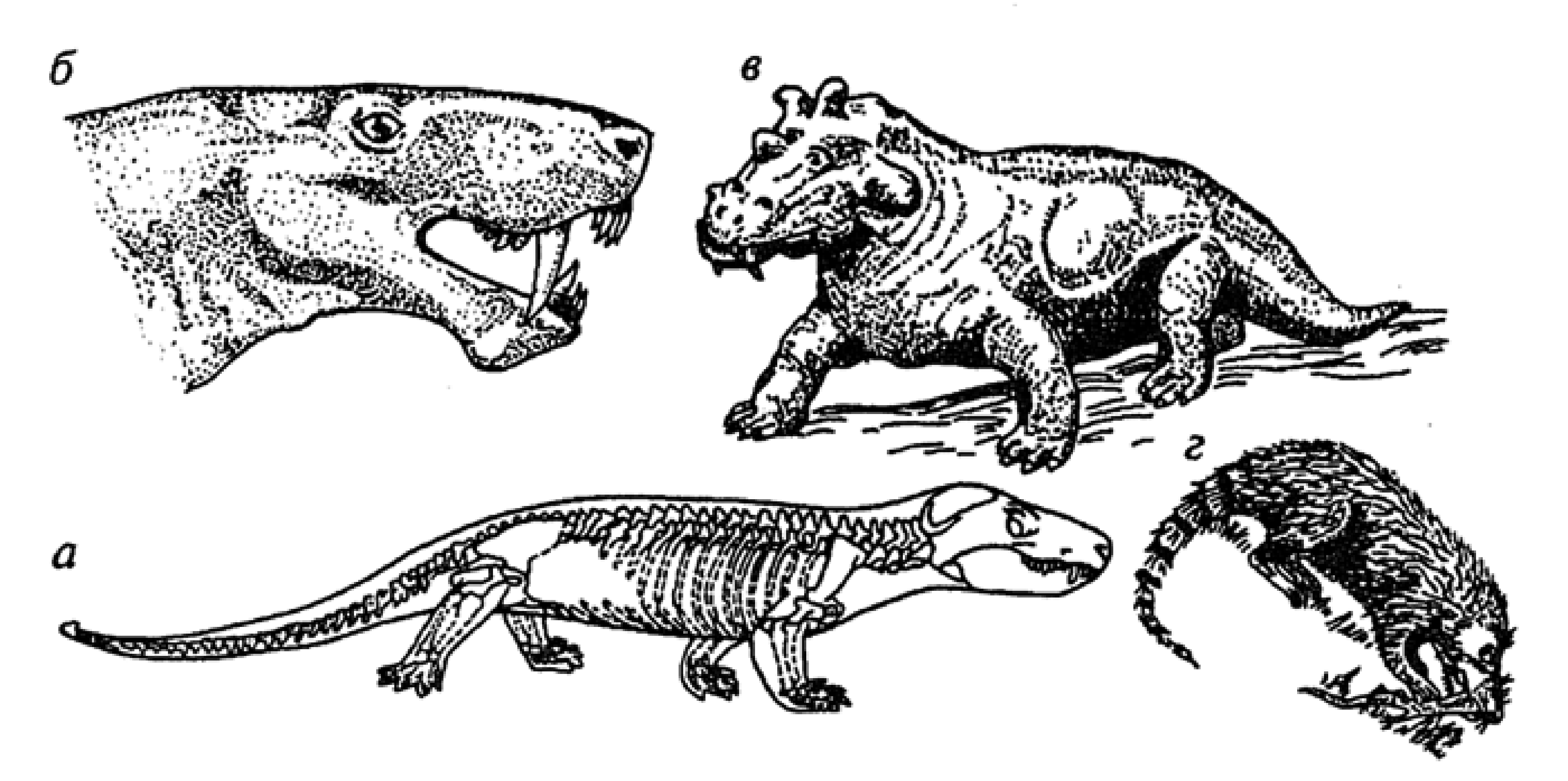


Рис. 237. Подкласс Synapsida (C_3–J_2)
а — Cynognathus (T_3); *б* — Inostrancevia (P_2), реконструкция хищной формы; *в* — реконструкция растительноядного дейноцефала; *г* — Dvinia (P) (*в, г* — Ивахненко, Корабельников, 1987)

зубы с обособлением клыков. У некоторых форм были развиты нёбные зубы. Размеры пеликозавров достигали 2–3 м. Поздний карбон — пермь.

Терапсиды — Therapsida (греч. therion — зверь; apsis, apsidos — свод, арка) — обладали дифференцированными зубами (резцы, клыки, коренные) с хорошо выраженными клыками. Иногда зубы утрачиваются. Для терапсид характерно развитие скуловой дуги, находящейся ниже височной впадины, и почти вертикальная постановка конечностей. Максимальные размеры терапсид — 6 м. Их расцвет приходится на позднюю пермь и триас. В это время в отряде терапсид существовали иктидозавры, дейноцефалы, дицинодонты и териодонты, или зверозубые пресмыкающиеся. Собственно к зверозубым принадлежит описанный из северодвинской фауны род Inostrancevia (поздняя пермь), у которого были развиты мощные клыки в верхней челюсти. Поздняя пермь — средняя юра.

Большая часть зверообразных — наземные пресмыкающиеся, меньшая — прибрежные полуводные формы. По типу питания — преимущественно хищники, некоторые растительноядные и всеядные. Поздний карбон — средняя юра.

Класс Птицы. Classis Aves

(лат. avis — птица)

Птицы произошли от небольших мезозойских пресмыкающихся, передвигавшихся на двух ногах. По одному предположению они возникли от рептилий открытых пространств, быстро бегающих, а затем взлетающих (? псевдозухии из подкласса текодонтов; ? целурозавры из подкласса динозавров). По другому предположению птицы произошли от древесных пресмыкающихся, планирующих от дерева к дереву. Птицы подобно рептилиям, размножаются с помощью яиц, череп имеет предглазничную впадину, таз построен по четырехлучевому типу.

Ключевым таксономическим признаком птиц являются перья — преобразованные роговые чешуи. У них имеется мощная грудина, обычно с килем, сложно устроенный крестец — синсакрум, образованный сросшимися крестцовыми, несколькими туловищными и передними хвостовыми позвонками. Задние хвостовые позвонки также срастаются вместе в треугольный пигостиль. Кости птиц облегчены, пневматические, часто полые внутри с воздухоносными полостями. Сердце четырехкамерное, высокая теплокровность (до 45,5°), интенсивный обмен веществ. Черепная коробка и глазницы имели достаточно крупные размеры. По земле птицы передвигаются на утолщенных задних конечностях, обычно оканчивающихся тремя пальцами, реже четырьмя или двумя.

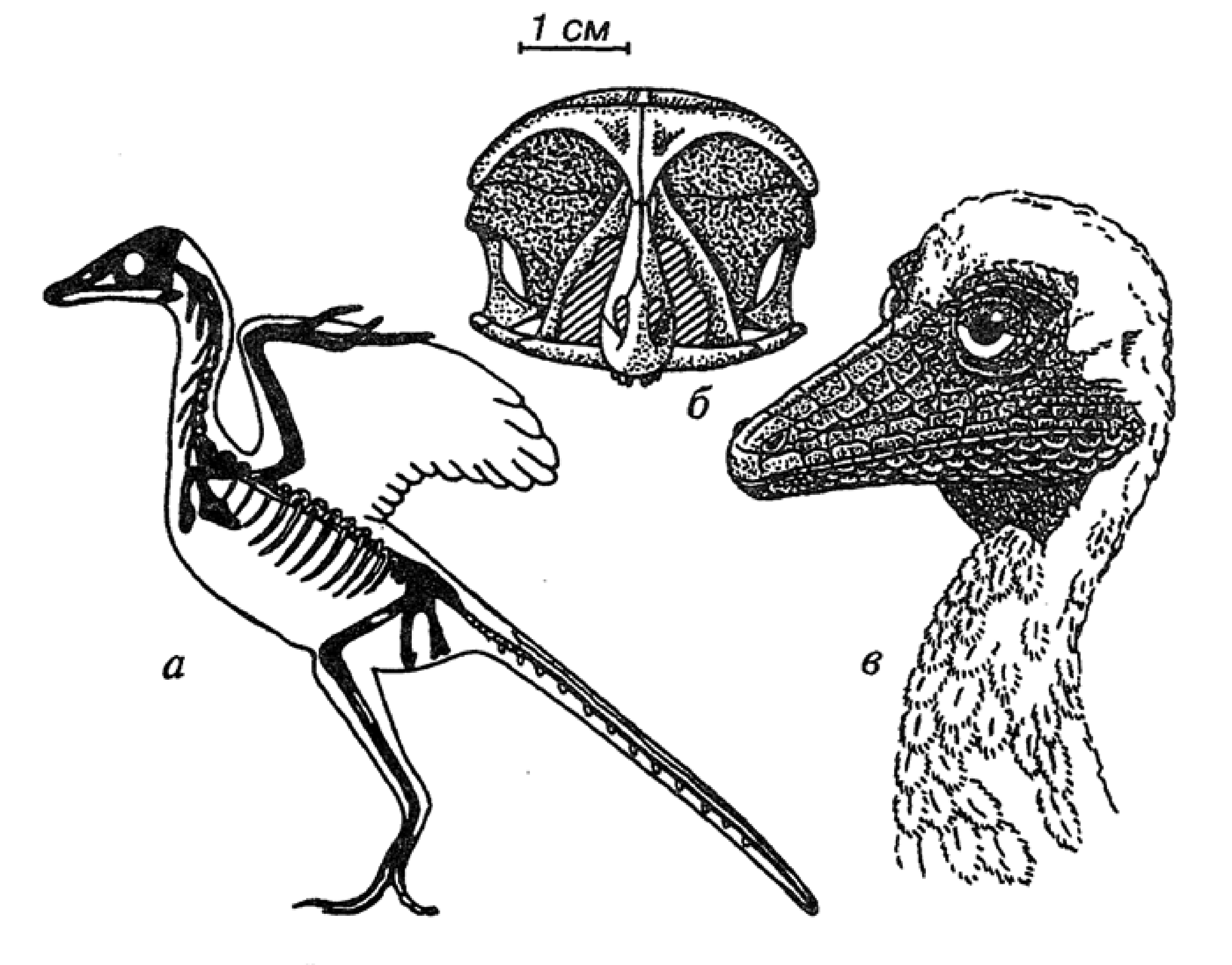


Рис. 238. Древнейшая птица Protoavis (T_3)
а — реконструкция скелета; *б* — череп спереди, *в* — реконструкция (Курочкин, 1991)

На ногах развиты роговые чешуи. Только у птиц в передней конечности (крыло) имеется цевка — единая пястно-запястная кость.

По совокупности этих признаков птицы четко отличаются от других классов, хотя по отдельности некоторые названные признаки встречаются среди пресмыкающихся и млекопитающих. Высота тела птиц от 3 см (колибри) до 3 м (страусообразные); размах крыльев до 5 м (альбатросовые).

Класс птиц до недавнего времени разделяли на два подкласса: ящерохвостые и веерохвостые. Однако в 1987 г. из отложений верхнего триаса было указано неизвестное ранее животное, получившее название Protoavis (рис. 238). Это найденное в Техасе ископаемое, представленное тремя экземплярами, является более древним, чем Archaeopteryx, описанный из верхнеюрских золенгофенских сланцев Баварии (Германия). Протоавис предложено выделить в третий, наиболее древний подкласс птиц — Praeornithurae (лат. prae — прежде; греч. ornis, ornithos — птица; ura — хвост). Видимо, названный подкласс произошел от единого предка с ящерохвостыми и в свою очередь дал начало веерохвостым птицам.

Ящерохвостые птицы — Saururae (греч. sauria — ящерицы; ura — хвост) — это вымершие птицы, обладавшие длинным



Рис. 239. Класс Aves (T_3–Q)
а, б — Archaeopteryx (J_3—K_1): *а, б* — скелеты в различных положениях; *в* — Diatryma (KZ) (*в* — Ивахненко, Корабельников, 1987)

хвостом из многочисленных позвонков, вдоль которых располагались перья (рис. 239). В настоящее время известно 7 скелетов из верхнеюрских золенгофенских сланцев Баварии и 2 (?) кости из нижнемеловых отложений Румынии. У рода Archaeopteryx позвонки были двояковогнутыми — амфицельными, череп — диапсидного типа, зубы текодонтные многочисленные, у клюва отсутствовал роговой чехол. Археоптерикс перемещался по земле, иногда бегая и взлетая. Он мог также взбираться на деревья, лазать по ним и, планируя, перелетать от одного дерева к другому. Поздняя юра — ранний мел.

Происхождение ящерохвостых птиц неясно: от текодонтов либо от тероподобных динозавров.

Веерохвостые птицы — Ornithurae (греч. ornis, ornithos — птица; ura — хвост) — новые птицы, имевшие короткий хвост с небольшим числом позвонков, к задним позвонкам прикрепляются хвостовые перья, растущие веерообразно. Клюв беззубый и покрыт роговым чехлом. Позвонки седловидные, у некоторых меловых «зубастых» птиц — двояковогнутые. Мел — современность.

Среди веерохвостых птиц имеются ископаемые группы, обладающие различными сочетаниями примитивных и прогрессивных черт. Например, у мелового рода Hesperornis позвонки были седловидными, но были развиты текодонтные зубы, грудина не

имела киля. Позднемеловой род Ichthyornis имел грудину с килем, но двояковогнутые позвонки и зубы текодонтного строения. Ихтиорнисов и гесперорнисов иногда объединяют в группу зубастых птиц, противопоставляя их беззубым.

В настоящее время птицы обитают на всех континентах. По численности они значительно преобладают над другими наземными позвоночными, но по морфологическому и экологическому разнообразию уступают млекопитающим. Среди птиц известны растительноядные, плотоядные и всеядные формы (хищники, рыбоядные, падалееды, насекомоядные, зерноядные и т.д.). Подавляющее большинство птиц — летающие формы, меньшая — только бегающие и водоплавающие, как страусы и пингвины.

Так как кости птиц были полыми и достаточно хрупкими, то они редко сохраняются в ископаемом состоянии. Крайне редко встречаются почти полные скелеты, чаще фрагменты скелета (цевка и другие кости задних конечностей), иногда сохраняются перья, скорлупа яиц и следы хождения. Большинство находок происходит из озерных, болотных, пещерных и морских отложений. Поздний триас — современность.

Класс Млекопитающие, или Звери. Classis Mammalia, или Theria

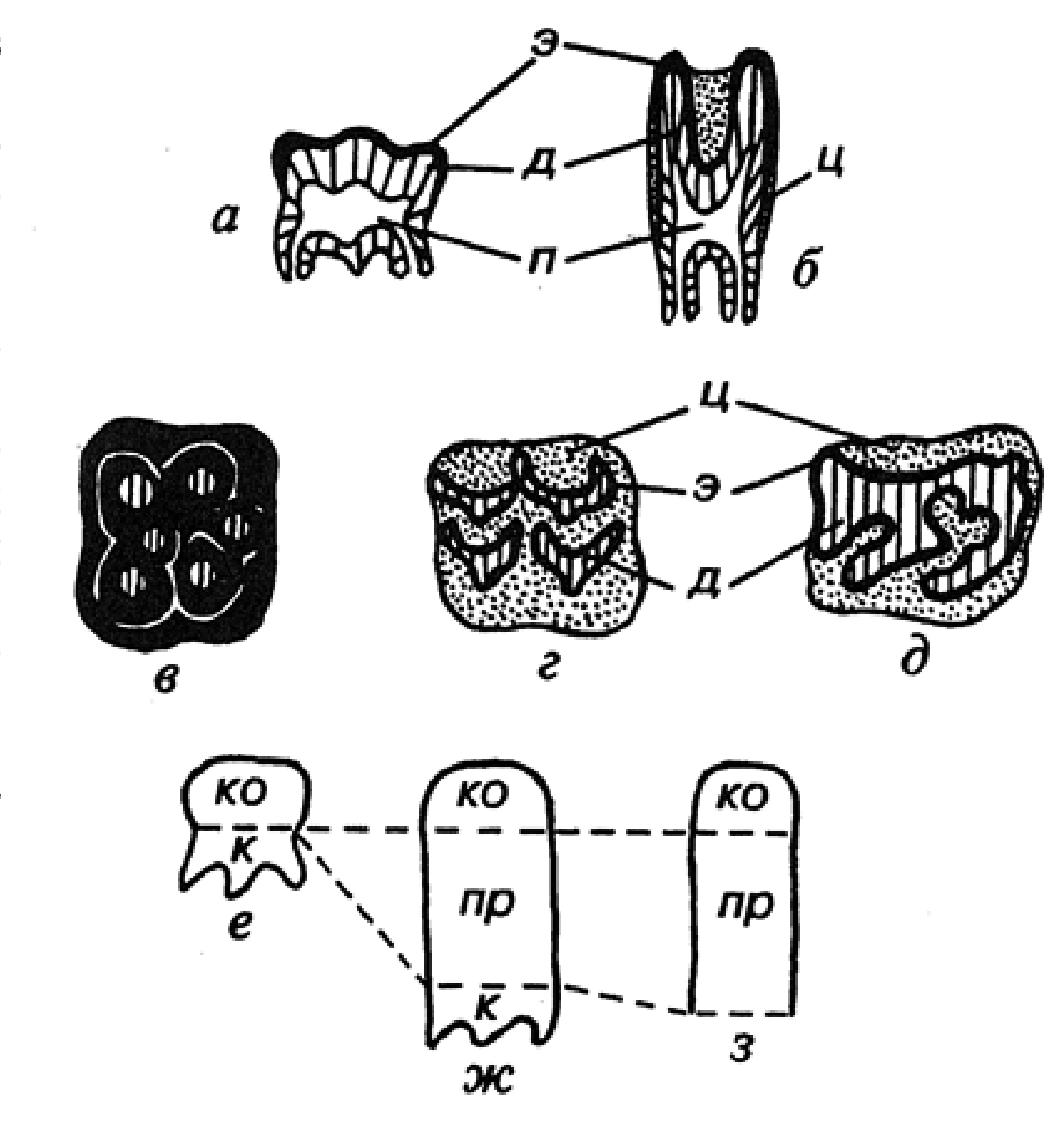
(лат. mamma — сосок; греч. therion — зверь)

Внешний вид, образ жизни и размеры млекопитающих различны. Известны рыбовидные морские формы с ластами и «плавниками», летающие — с перепончатыми крыльями, наземные — ходящие, бегающие, прыгающие, зарывающиеся и ползающие. Размеры млекопитающих от 3,5 см (землеройки) до 33 м (киты). Общим для всех млекопитающих является вскармливание детенышей молоком. Более совершенно, чем у других позвоночных, устроен головной мозг. Череп млекопитающих имеет одну височную впадину, оконтуренную скуловой дугой. Череп соединяется с позвоночным столбом двумя мыщелками. Позвоночный столб состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Число шейных позвонков равно семи. Позвонки платицельного типа. Имеется только две возрастные генерации зубов (молочные и постоянные).

Зубы имеют разнообразное строение (рис. 240). У большинства они состоят только из коронки и корней. Коронка покрыта эмалью, под ней находится дентин, а затем пульпа. Такое строение имеют всеядные и плотоядные формы, как, например, приматы и настоящие хищники. У растительноядных форм снаружи

Рис. 240. Схема строения зубов млекопитающих

Продольные сечения зубов: *а* — всеядных и плотоядных, *б* — растительноядных форм; *в–д* — коренные зубы со стороны жевательной поверхности: *в* — бунодонтные, *г* — селенодонтные, *д* — лофодонтные; *е–з* — схема строения обычных (*е*) и гипсодонтных зубов с корнями (*ж*) и без них (*з*). д — дентин, к — корни, ко — коронка, п — пульпа, пр — призма, ц — цемент, э — эмаль



по бокам эмали развивается цемент, как, например, у копытных и хоботных. Цемент, эмаль и дентин представляет собой разные варианты костной ткани, а пульпа заполнена соединительной тканью, пронизанной нервными клетками и кровеносными сосудами.

Между коронкой и корнями может развиваться своеобразная призма, как, например, у копытных (гипсодонтные зубы). Высота гипсодонтных зубов больше ширины, поэтому их часто называют высококоронковыми, хотя и обычно негипсодонтные зубы могут быть не только низкокоронковыми, но и высококоронковыми. Некоторые гипсодонтные зубы, подобные резцам грызунов, не имеют корней (см. рис. 241). Они получили название «зубы с открытыми корнями».

Форма жевательной поверхности зубов определяется строением эмали, образующей бугры и гребни, часто создающие складчатую поверхность. Исходный тип — трехбугорчатый. В процессе эволюции появляются дополнительные бугры и конусы второго, третьего и других порядков. Реже зуб упрощается до простого конуса, как у некоторых китов. Зубы, состоящие преимущественно из бугров, называются бунодонтными. Почти полное слияние бугров в гребни различной конфигурации образует при стирании лофодонтный тип зубов. Промежуточный тип строения, когда основные бугры хорошо различимы на фоне гребней, называется селенодонтным, поскольку сочетание центрального бугра и двух боковых гребней при стирании образует луноподобный контур (греч. selene — луна). Между бунодонтными, селенодонтными и лофодонтными зубами имеются разнообразные промежуточные варианты (см. рис. 240).

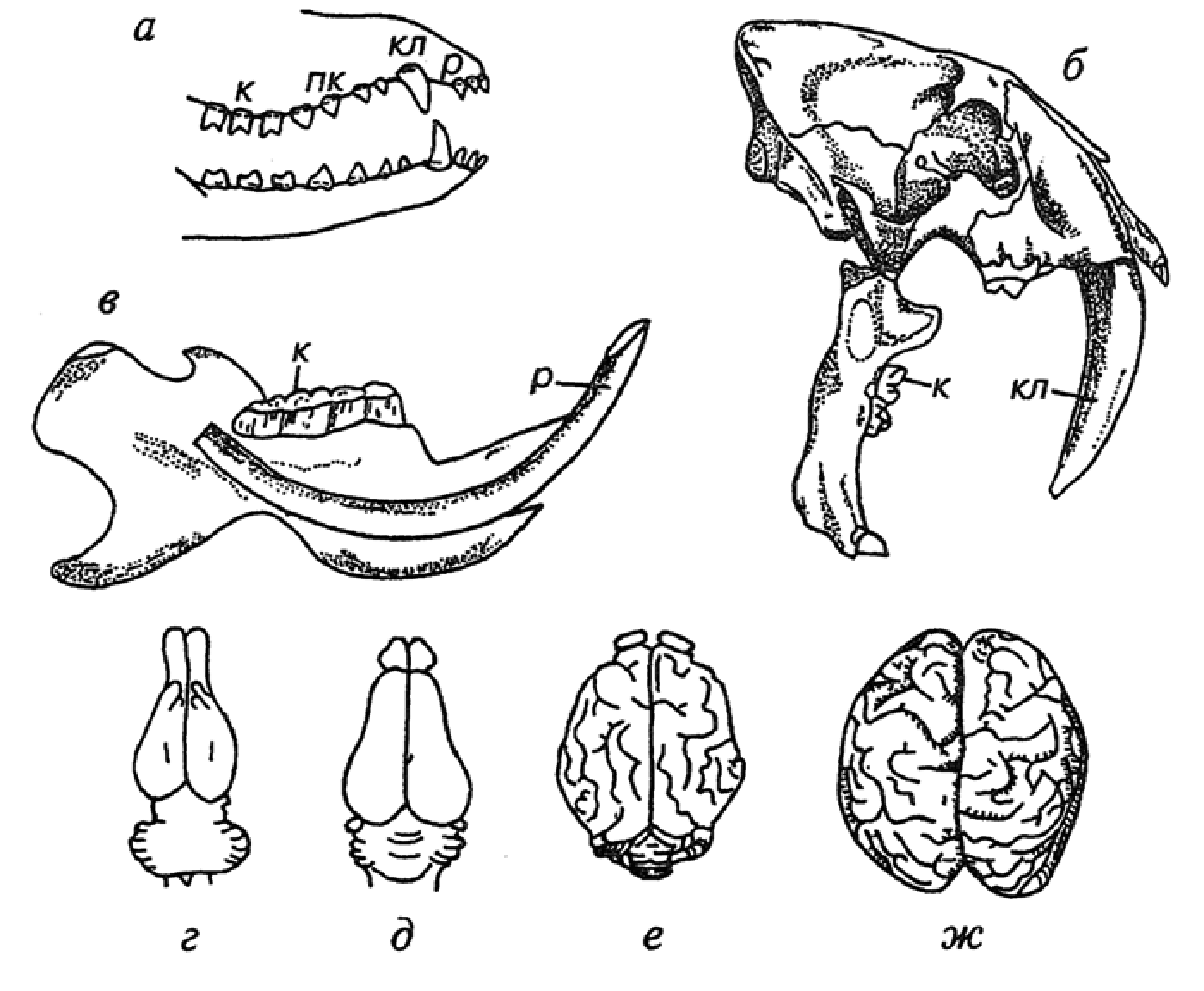


Рис. 241. Класс Mammalia (T_3–Q)
а — схема зубного аппарата примитивных плацентарных млекопитающих; *б* — череп саблезубой кошки Smilodon (Q); *в* — нижняя челюсть грызуна; *г–ж* — эволюция мозга плацентарных млекопитающих: *г* — креодонты, *д* — насекомоядные, *е* — настоящие хищные (собака), *ж* — приматы (шимпанзе). к — коренные зубы, кл — клыки, пк — предкоренные зубы, р — резцы

Зубная система млекопитающих исходно дифференцирована на резцы, клыки и щечные зубы (предкоренные — премоляры и коренные — моляры). Каждая группа зубов имеет определенную основную функцию (захват, разгрызание, раздавливание, перетирание) (рис. 241). В этом заключается функциональный смысл дифференциации зубов. Число и тип зубов записываются в виде формулы для одной половины челюстей. Так, зубная формула плацентарных млекопитающих, состоящая из 44 зубов (максимальное число), выглядит следующим образом: $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$; в числителе указана верхняя, в знаменателе — нижняя челюсть, а цифры (слева направо) — это число резцов, клыков, предкоренных и коренных зубов. Изменение расстояний между зубами нередко приводит к образованию значительных промежутков между ними (диастема), обычно это сопряжено с процессом редукции зубов. Зубные формулы имеют важное таксономическое значение при

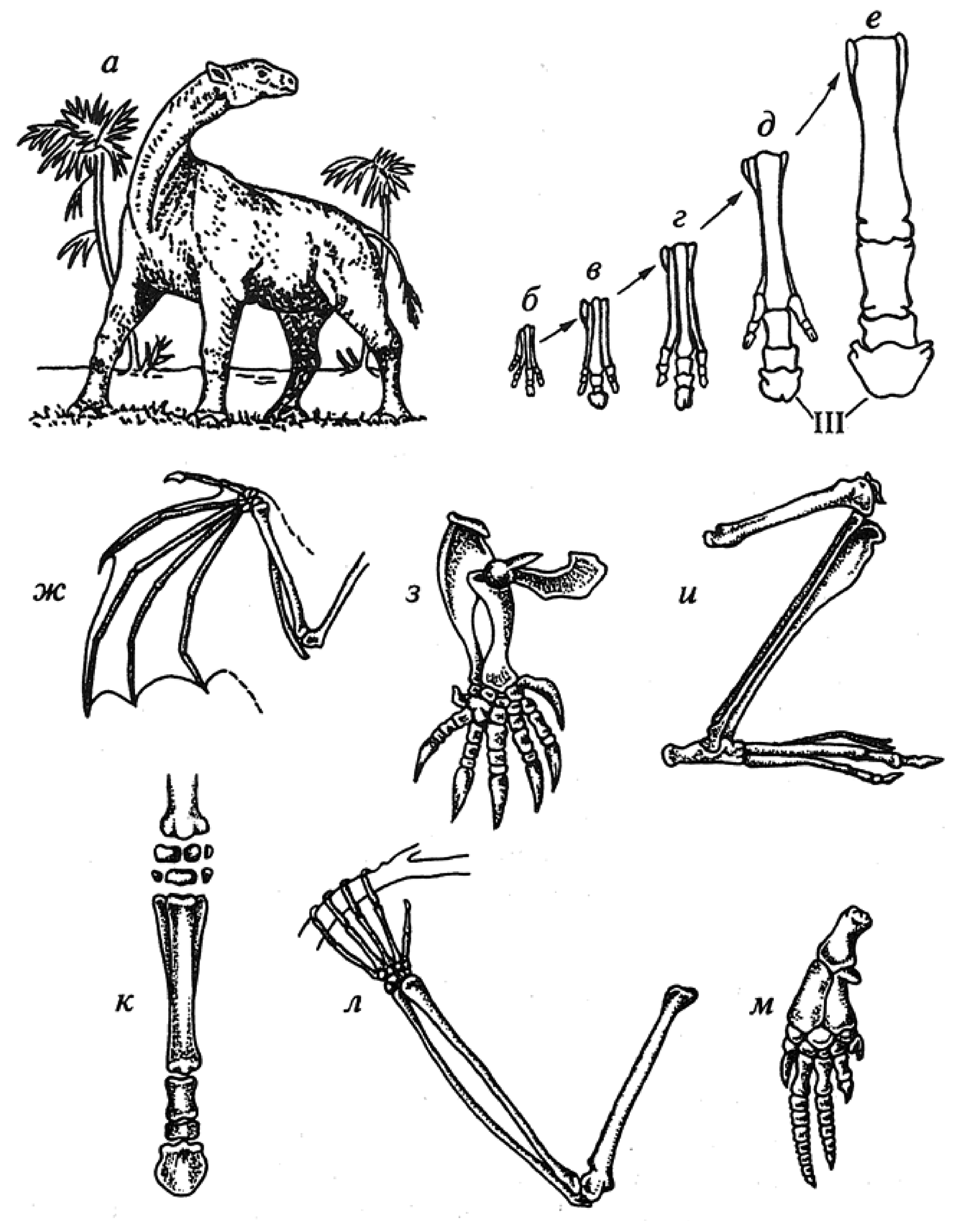


Рис. 242. Класс Mammalia (T_3–Q)

а — Indricotherium ($₽_3$); *б–е* — передние конечности различных лошадиных, наблюдается увеличение абсолютных размеров и постепенное сокращение числа пальцев; *ж–м* — строение конечностей различных млекопитающих: *ж* — летучая мышь, *з* — крот, *и* — кенгуру, *к* — лошадь, *л* — орангутан, *м* — дельфин (*ж–м* — Лёвушкин, Шилов, 1994)

классификации млекопитающих. Фактически систематика ископаемых млекопитающих основана преимущественно на строении зубной системы. По образному выражению известного палеонтолога А. Ромера, систематика млекопитающих — это систематика не животных, а их зубов.

Млекопитающие — теплокровные животные с постоянной температурой тела, которая различается у разных групп; максимальная температура в период бодрствования — около 40°, минимальная во время спячки — 2°. Шерсть и волосы развиты поразному, у большинства имеется сплошной покров, позволяющий сохранять теплокровность. Кожа содержит многочисленные разнообразные железы, из которых молочные присущи только млекопитающим. К роговым образованиям кожи относятся рога, когти, ногти, копыта. Конечности исходно пятипалые, но в дальнейшем могут трансформироваться в четырех-, трех- и однопалые (рис. 242).

Среди современных и ископаемых млекопитающих имеются яйцекладущие и живородящие формы, а среди последних — сумчатые и плацентарные. Яйцекладущие объединены в подкласс первозверей (Prototheria), сумчатые — в подкласс низших зверей (Metatheria), а плацентарные — в подкласс настоящих, или высших, зверей (Eutheria). Среди ископаемых млекопитающих есть группы, для которых пока неясно, являлись они яйцекладущими или живородящими. От них сохранились зубы или черепа с зубами, реже полные скелеты. К таким млекопитающим принадлежат вымершие подклассы (отряды), отличающиеся друг от друга строением бугорчатых коренных зубов, числом и морфологией бугорков, а также строением челюстей и черепа. Одни группы по этим признакам сходны с яйцекладущими (отряды многобугорчатых и ? триконодонты), другие — с сумчатыми и плацентарными (отряд трехбугорчатых и др.). Поздний триас — современность.

Подкласс Первозвери. Subclassis Prototheria

(греч. protos — первый; therion — зверь)

Первозвери, или клоачные, вскармливают детенышей молоком, но размножаются яйцами. Строение черепа, плечевого пояса (коракоидная кость не сращена с лопаткой) и наличие клоаки (конечного расширения пищеварительного тракта, куда открываются мочевые и половые протоки) сближают примитивных яйцекладущих млекопитающих с пресмыкающимися.

В современном мире подкласс клоачных, или первозверей, представлен только одним отрядом однопроходных — Monotremata (греч. monos — один; trema — отверстие). Отряд достоверно известен с неогена, но имеются указания и на находки в раннем мелу. В состав первозверей входят утконосы и ехидны, живущие в Австралии и Новой Гвинее. У взрослых особей отсутствуют зубы, которые формируются только у юных форм утконосов, а затем исчезают.

Вымершие первозвери включают отряды многобугорчатых — Multituberculata, или Allotheria (поздний триас — эоцен), и докодонтов — Docodonta (поздняя юра — ранний мел). Они обладали зубами, дифференцированными на резцы и коренные, для последних характерна многобугорчатая поверхность. Зубы ископаемых первозверей сходны с зубами современных юных утконосов.

Условно к подклассу первозверей относят отряд триконодонты — Triconodonta. Это были небольшие крысоподобные формы. Их коренные зубы имели на жевательной поверхности три конических бугорка одинаковой высоты (поздний триас — мел).

Яйцекладущие млекопитающие — плотоядные, насекомоядные и растительноядные формы, ведущие наземный и полуводный образ жизни. Длина их тела не превышает 60 см. Вымершие и современные отряды яйцекладущих, возможно, представляют самостоятельные ветви развития, не связанные непосредственно друг с другом, а также с сумчатыми и плацентарными млекопитающими. Поздний триас — современность.

Подкласс Метатерии, или Сумчатые. Subclassis Metatheria

(греч. meta — после, между; therion — зверь)

Современные метатерии производят на свет недоразвитых детенышей, которые вскармливаются молоком и выращиваются самкой в особых кожных брюшных сумках, отсюда происходит второе название — сумчатые (Marsupialia, лат. marsupium — сумка, кошелек). Выводковая сумка поддерживается «сумчатыми» косточками таза. У сумчатых в отличие от первозверей коракоидная кость сращена с лопаткой. Угловой отросток нижней челюсти сзади имеет загиб внутрь. Степень дифференциации зубов на резцы, клыки и коренные и их число различаются у разных групп сумчатых. На жевательной поверхности коренных зубов всегда присутствуют три бугорка.

Наиболее известные сумчатые — кенгуру, опоссумы и коалы (сумчатые медведи). Но жизненные формы сумчатых этим не ограничиваются, они значительно разнообразнее и во многих случаях совпадают с жизненными формами плацентарных млекопитающих (конвергенция). Поэтому в неформальной номенклатуре сумчатых используют сходные названия с соответствующими прилагательными: сумчатые кроты, мыши, белки, тушканчики, кошки, волки, куницы, кролики и даже сумчатые муравьеды. Из этого перечня видно, что сумчатые представлены плотоядными, растительноядными и всеядными формами. Их размеры колеблются от 10 см (сумчатая мышь) до 3 м (кенгуру).

Подкласс метатерий представлен в современной фауне десятью отрядами: тремя южноамериканскими и семью австралийскими. Древние сумчатые были распространены гораздо шире, их остатки встречаются на всех континентах. К ним условно относится отряд трехбугорчатых — Trituberculata, или пантотерии (поздний триас — мел), у которого коренные зубы несли три конических бугорка разной величины.

Сумчатые и плацентарные млекопитающие произошли от общей предковой группы — пантотериев, т.е. трехбугорчатых. Поздний триас?, поздний мел — современность.

Подкласс Настоящие звери, или Плацентарные. Subclassis Eutheria, или Placentalia

(греч. eu — хорошо, настоящий; therion — зверь; лат. placenta — лепешка)

Для настоящих, или высших, зверей характерно, что во время вынашивания детеныша образуется сложный по происхождению и строению орган — плацента. Через плаценту осуществляется обмен веществ между матерью и детенышем до его рождения. Кроме того, у высших млекопитающих в отличие от сумчатых угловой отросток нижней челюсти не отогнут внутрь, внешняя выводковая сумка и сумчатые косточки отсутствуют. Головной мозг плацентарных имеет наиболее сложное строение. Их детеныши рождаются беззубыми, но в целом уже почти полностью сформировавшимися.

Разделение подкласса плацентарных на отряды основано прежде всего на строении зубного аппарата, черепа и конечностей. Выделяют около 30 отрядов, из них 20 существуют до сих пор. Ниже дана характеристика только основных таксономических групп. Из них с раннемелового времени встречаются насекомоядные, зайцеобразные и приматы; из позднего мела известны древние копытные — кондилартры; из раннего палеогена (палеоцен) — рукокрылые, хищники (креодонты и настоящие), грызуны и непарнопалые копытные; из среднего палеогена (эоцен) — хоботные, китообразные и парнопалые копытные. Необходимо отметить, что время появления ряда групп дискуссионно, но несомненно, что корни многих из них связаны с мезозойской эрой. Широкая радиация и собственно «век млекопитающих» начинаются с эоцена.

Традиционная систематика, основанная только на анализе современных плацентарных млекопитающих, и систематика, учитывающая ископаемые формы, существенно различаются. Учитывая распространенность традиционных названий, в учебнике

принят зоологический вариант систематики, но объем отрядов дан согласно палеонтологическим данным. Последовательность нижеописанных отрядов отражает родственные связи.

Отряд насекомоядных — Insectivora (лат. insectum — насекомое; voro — пожираю) — представлен землеройковыми и ежовыми, небольшими животными с длиной тела от 3,5 до 22 см. По внешнему облику и образу жизни насекомоядные различаются. По типу питания — всеядные. Они обладают обычно пятипалыми стопоходящими, реже полупальцеходящими конечностями (см. рис. 242). У многих насекомоядных обе половинки нижней челюсти соединены подвижно. Зубной аппарат дифференцирован, но не имеет резкой специализации. Коренные зубы бунодонтные, обычно бугорчато-режущие. Головной мозг маленький, большие полушария гладкие (см. рис. 241). Ранний мел — современность.

Отряд рукокрылые — Chiroptera (греч. cheir — рука; pteron — крыло) — представлен летучими мышами и крыланами (летучие «собаки» и «лисицы»). Размеры тела до 40 см, размах крыльев до 1,7 м. Конечности пятипалые. Первый палец передних конечностей — короткий, свободный, остальные четыре — сильно удлиненные (см. рис. 242, *з*). На них опирается кожистая летательная перепонка. Другой конец перепонки закреплен на задних конечностях у границы стопы, имеющей пять коротких свободных пальцев. Перепонка иногда продолжается вплоть до конца хвоста. В зубном аппарате нередко отсутствуют резцы, клыки хорошо развиты, предкоренные и коренные слабо дифференцированы. Большие полушария головного мозга с малым числом извилин.

Современные рукокрылые — насекомоядные, плотоядные и растительноядные формы, редко кровососущие (семейство вампировых). Рукокрылые произошли от древесных насекомоядных. Палеоген — современность.

Хищные — сложная сборная группа, а не единый отряд. К хищным раньше относили животных, которые имели хорошо развитые заостренные на конце клыки и «хищнические — плотоядные» коренные и (или) предкоренные зубы с режущими поверхностями. В результате в составе хищных оказались даже ластоногие (тюлени, моржи, морские котики; N–Q). Ниже описаны древние хищные (креодонты) и настоящие хищные Carnivora (лат. caro, carnis — мясо; voro — пожираю), или фиссипедии.

Отряд Креодонты, или *Древние хищные*. — *Creodonta* (греч. kreas — мясо; odus, odontos — зуб) — включает только ископаемых животных. Жизненные формы обычно сходны с современными хищниками. Длина тела от 10 см до 2,5 м. Креодонты имели короткие, преимущественно пятипалые конечности. Коренные зубы

от бугорчатых до бугорчато-режущих. Головной мозг маленький, большие полушария почти гладкие (см. рис. 241). По типу питания преимущественно плотоядные, реже всеядные. Креодонты возникли от вымершей группы, близкой к насекомоядным. Палеоген — ранний неоген (миоцен).

Отряд Фиссипедии, или *Настоящие хищные*, — *Fissipedia* (лат. fissus — расщепленный, раздвоенный; pes, pedis — нога) — это всем известные кошки, куницы, вивверы, гиены, собаки, медведи. Длина тела от 10 см до почти 4 м. Конечности от коротких до длинных, оканчивающихся когтями. Животные от стопо- до пальцеходящих. На передних конечностях пять, реже четыре пальца, на задних — четыре. Характерны плотоядные зубы, представленные противостоящей парой из верхнего предкоренного и нижнего коренного зубов с режущими гребнями. Головной мозг крупный, большие полушария с многочисленными извилинами (см. рис. 241). Настоящие хищные почти исключительно плотоядные. Они возникли от группы, близкой к насекомоядным, но независимо от креодонтов. Палеоген — современность.

Среди настоящих хищных выделяют две группы: собакоподобные (₽–Q) и кошкоподобные (₽$_2$–Q).

Собакоподобные — Canoidea (лат. canis — собака, пёс) — представлены четырьмя семействами, известными с палеогена: енотовые (₽$_2$–Q), собачьи (₽$_2$–Q), медвежьи (₽$_2$–Q) и куньи (₽$_3$–Q). Размеры тела от 30 см до 3 м. Конечности преимущественно стопоходящие или полустопоходящие с невтяжными или полувтяжными когтями. Для собакоподобных характерна удлиненная голова с вытянутой передней частью, что, например, ярко проявляется у лисиц. Очень хорошо развито обоняние, Собакоподобные «вынюхивают» добычу, в отличие от кошкоподобных, которые преимущественно «выглядывают» ее. Образ жизни различный — от древесного (соболь) до водного (выдра), но в основном наземный. Палеоген — современность.

Кошкоподобные — Feloidea (лат. felix — кошка) — состоят из вивверовых (мангусты и др.; ₽$_2$–Q), кошачьих (₽$_2$–Q) и гиеновых (N_2–Q). Наиболее разнообразны вивверовые и кошачьи. Кошачьи имеют разные размеры — от 4 м (тигры) до 10 см (миниатюрные ягуарунди). Конечности преимущественно пальцеходящие, как правило, с втяжными когтями. Для кошкоподобных характерна укороченная или почти округлая голова, хорошо развитые верхние клыки, но щечные зубы сильно редуцированы.

В разных филогенетических линиях кошек неоднократно появлялись саблезубые формы. Особенно многочисленными они были в палеогене; наиболее известны «саблезубые тигры» рода Machairodus из неогена Западной Европы, Азии, Африки и род

Smilodon из плейстоцена Америки. У вымерших саблезубых верхние клыки были настолько удлинены, что выходили далеко за пределы основания нижней челюсти (см. рис. 240). При этом нижняя челюсть по отношению к верхней открывалась вниз почти перпендикулярно под углом 90–100°. Интервал существования всех кошкоподобных — поздний мел?, средний палеоген (эоцен) — современность.

Отряд Зайцеобразные — Lagomorpha — включает три группы, в число которых входят две вымершие в эоцене. В настоящее время зайцеобразные представлены пищуховыми и зайцевыми. Размеры тела до 28–50 см. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые. Верхняя челюсть несет характерные, попарно спаренные резцы, крупные, довольно длинные и постоянно растущие. Клыки отсутствуют, предкоренные и коренные зубы слабо специализированные. Большие полушария головного мозга почти гладкие или с малым числом извилин.

Долгое время зайцеобразных и описываемых ниже грызунов объединяли в ранге подотрядов в один отряд, рассматривая первых как двурезцовых, а вторых — как однорезцовых. Доказано, что зайцеобразные произошли от отряда насекомоядных независимо от грызунов. Ранний мел — современность.

Отряд Грызуны — Rodentia (лат. rodens — грызущий) — представлен многочисленными и разнообразными животными: беличьими, хомяковыми, мышиными, тушканчиковыми, дикобразовыми, нутриевыми, бобровыми, водосвинковыми, летягами и др. Размеры тела колеблются от 5 до 130 см. Передние конечности пяти- или четырехпалые, задние — пяти-, четырех- и трехпалые.

Вторые резцы с открытыми корнями растут постоянно, достигая значительной длины (см. рис. 241, *в*). Клыки и в разной степени предкоренные зубы отсутствуют, образуя диастему (беззубая часть челюсти). Число коренных зубов изменчиво. Они узко специализированы к различным кормам. У некоторых форм зубы растут на протяжении всей жизни, имеют высокую коронку и открытые корни. Как и у насекомоядных, обе половинки нижней челюсти могут соединяться подвижно. Большие полушария головного мозга почти гладкие или с малым числом извилин.

Грызуны по видовому составу и особенно по численности особей и биомассе составляют значительную часть плацентарных млекопитающих. Благодаря тому что зубы грызунов хорошо сохраняются в кайнозойских отложениях, их широко используют в стратиграфии континентальных, особенно неоген-четвертичных, отложений; эти данные обязательно учитывают при реконструкции климатических зон и ландшафтов. Грызуны произошли от насекомоядных или имели общих предков. Ранний палеоген (палеоцен) — современность.

Копытные — Ungulata (лат. ungula — копыто, коготь) — сборная и неоднородная группа, объединяющим признаком которой является наличие копыт или сходных с ними утолщений на конечных фалангах пальцев (животные фалангоходящие). Иногда копытных рассматривают как надотряд, объединяя таких разных млекопитающих, как, например, лошадиных, хоботных и морских сирен. Скорее всего копыта и подобные им наросты появлялись в эволюции разных групп наземных и водных млекопитающих неоднократно и независимо. Наиболее ранние находки копытных — кондилартров — известны из позднего мела.

Отряд Кондилартры — Condylarthra (греч. condyloma — нарост; arthron — сустав) — представлен животными, имеющими длинный хвост и короткие пятипалые конечности с острыми копытами. Пальцы дифференцированы по размерам, средний — длиннее остальных. Коренные зубы бунодонтные, иногда лофодонтные или переходные к селенодонтным. Головной мозг маленький, большие полушария почти гладкие. Размеры кондилартр от 30 см до 2 м.

Кондилартры произошли от примитивных насекомоядных в позднем мелу, но уже к палеогену они разделились на много групп (радиация). Одни группы имели признаки, в той или иной степени сходные с хищными, другие — с растительноядными. Первых считают предками парнопалых. Среди вторых обнаружены линии развития, ведущие к китообразным, хоботным, непарнопалым и нескольким отрядам копытных Южной Америки. Поздний мел — палеоген.

Отряд Непарнопалые (Непарнокопытные) — Perissodactyla (греч. perissos — нечетный; dactylos — палец, выступ) включает лошадиных (₽–Q), тапировых (₽$_2$–Q), носороговых (₽$_2$–Q) и вымерших гиракотериевых (₽$_{2-3}$), титанотериевых (₽$_{2-3}$), халикотериевых (₽$_2$–Q$_1$) и индрикотериевых (₽$_3$–N$_1$). Размеры тела различные: в длину от 40 см до 7 м, в высоту до 2–5 м.

Конечности у большинства удлиненные с различно оформленными копытами. Число пальцев на передних конечностях равно четырем (крайне редко), трем или одному, на задних — трем или одному. Самый крупный палец третий (средний). Число пальцев в процессе эволюции в ряде случаев уменьшалось за счет постепенной редукции боковых. У непарнопалых одновременно с уменьшением числа пальцев увеличивались длина конечностей и общие размеры тела. Коренные зубы у большинства непарнопалых — лофодонтные, разной степени сложности; у древних форм — бунодонтные с бугорчато-режущей поверхностью, подобной таковым у насекомоядных и первых копытных — кондилартров. Коренные зубы от низко- до высококоронковых. Ранний палеоген (палеоцен) — современность.

Лошадиные в начале эволюции обладали четырехпалыми передними и трехпалыми задними конечностями. Зубы бугорчато-режущие. Животные имели небольшие размеры — не более 1 м в длину. В дальнейшем число пальцев постепенно сокращалось. У современных лошадей полностью развит только третий палец, опираясь на который они и передвигаются, нередко с большой скоростью (фалангохождение). Одновременно увеличивались общие размеры тела и удлинялись конечности (см. рис. 242, *б–е*).

Первые представители лошадиных появились в палеоцене на территории Евроамериканской суши. В дальнейшем центром адаптивной радиации лошадиных стала Северная Америка. С ее территории происходили многократные вселения различных родов в Старый Свет. Из ископаемых лошадиных наиболее известны гиппарионы (Hipparion), имеющие небольшие размеры и трехпалые конечности. Стада гиппарионов обитали в позднем миоцене и плиоцене на огромных степных и лесостепных пространствах Северной Америки, Европы, Африки и Азии. Палеоген — современность.

Носороговые по сравнению с тапировыми более разнообразная и сложная группа. У подавляющего большинства конечности короткие и массивные. В начале эволюции передние конечности были четырехпалыми, но вскоре они сменились трехпалыми. Носовые кости, как правило, удлиненные. Вопреки названию большинство носорогов — безрогие. Рогатые формы появились с неогена. Клыки и верхние резцы иногда редуцированы полностью, а нижние резцы превращены в бивни. Коренные зубы крупные, лофодонтные, иногда со сложной складчатостью. Строение резцов, клыков и области губ, т.е. строение аппарата захвата пищи, определило путь адаптивной радиации и образ жизни носороговых.

Места обитания носороговых разнообразные: от открытых пространств до лесов и болотистых побережий озер и рек Евразии, Африки и Северной Америки. Климатические зоны обитания: ранее — от бореального до тропического пояса, ныне — тропики и субтропики. В четвертичное время от Колымы до Испании и Алжира были широко распространены шерстистые носороги. Они, как и мамонты, были одним из объектов охоты древних людей. Их изображения нередко находят на стенах пещер. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Вымершие титанотериевые сохранили много примитивных черт строения. Так, коренные зубы имели низкую коронку с бугорчато-гребенчатой жевательной поверхностью (буно-лофодонтный тип). Средний палец мало отличался от остальных. Копыта были развиты умеренно. Характерно разрастание носовых костей вверх и образование массивного выступа. Величина тела могла

достигать размеров крупного слона при малом объеме головного мозга. Средний — поздний палеоген (эоцен — олигоцен).

Для халикотериевых характерны примитивные по плану строения бугорчато-гребенчатые низкокоронковые зубы и уникальные для непарнокопытных конечности. В отличие от других копытных последние фаланги пальцев имели не копытообразную, а когтеподобную форму. Они были невтяжными, напоминая таковые у муравьев и ленивцев (конвергенция). Эта особенность помогала халикотериям питаться листвой верхнего древесного яруса. Они становились на задние лапы, опирались на ствол, и пригибали ветки, цепляясь за них передними конечностями. Максимальные размеры халикотериевых были с крупную лошадь, но объем мозга оставался небольшим. Средний палеоген (эоцен) — эоплейстоцен.

Индрикотериевые знамениты гигантизмом. Среди них были самые крупные из наземных животных. Так, максимальная длина тела у рода Indricotherium — 7 м, а высота — 5 м, что превышает размеры самых крупных хоботных (см. рис. 242, *а*). Отметим некоторые особенности строения индрикотериевых. Передние зубы частично редуцированы, осталась пара резцов, превратившихся в короткие бивни. В верхней челюсти они были направлены вниз, а в нижней — вперед. Этот своеобразный аппарат захвата пищи, по-видимому, сочетался с хоботоподобной губой. Коренные зубы похожи на таковые у носороговых, но с толстой эмалью. Объем мозга маленький. Шея длинная, тела позвонков имели полости. Конечности длинные, массивные, трехпалые. Средний палец наиболее крупный, боковые пальцы меньше и сдвинуты назад. Индрикотериевые характерны для лесостепной фауны олигоцена и раннего миоцена Азии («индрикотериевая» фауна Пакистана, Казахстана, Монголии, Китая, Закавказья). Средний палеоген — ранний неоген (олигоцен — миоцен).

Отряд Хоботные — Proboscidea (лат. proboscis — рыло, хобот) — многочисленная и разнообразная группа в неогене и в начале четвертичного времени, но почти вымершая в настоящее время (рис. 243). К хоботным относятся меритериевые ($₽_{2-3}$), мастодонтовые ($₽_3$–Q_2), дейнотериевые (N–Q_2) и слоновые (N–Q). Размеры тела хоботных в процессе эволюции менялись от 1 до 5 м в высоту.

Общим специфичным признаком хоботных является развитие хобота и бивней. Хобот представляет собой подвижный трубкообразный вырост морды с ноздрями на конце. Он возник за счет срастания структур, связанных с верхней губой. Развитие хобота и его увеличение в длину шло постепенно. Конечности пятипалые от коротких и средних до длинных массивных столбовидных.

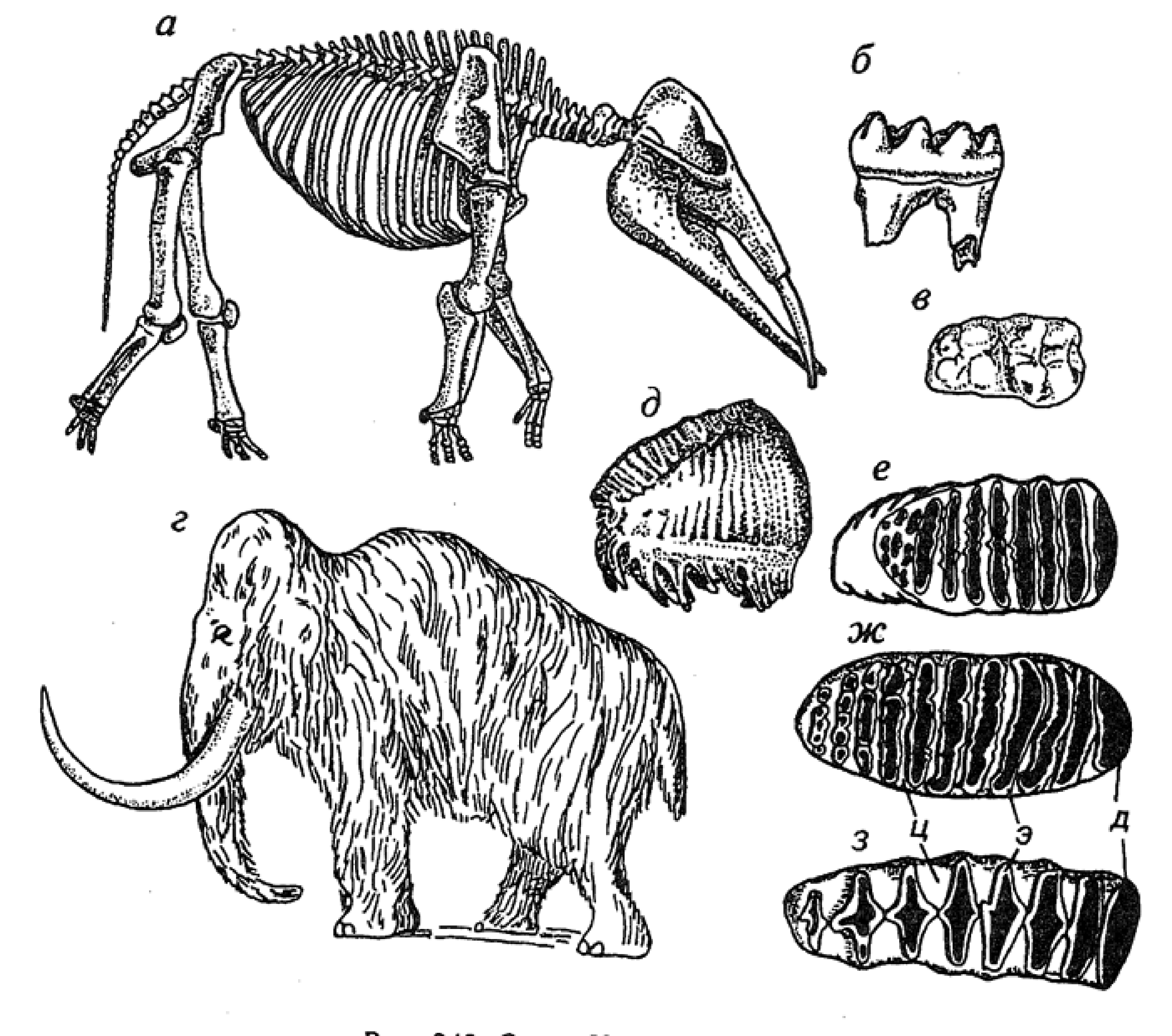


Рис. 243. Отряд Хоботные (P_2–Q)
а–в — Mastodon (N–Q_{IV}): *а* — скелет, *б*, *в* — коренной зуб сбоку (*б*) и со стороны жевательной поверхности (*в*); *г–е* — Mammuthus (Q_{II-IV}): *г* — реконструкция, *д*, *е* — коренной зуб сбоку (*д*) и со стороны жевательной поверхности (*е*); *ж* — коренной зуб индийского слона (Elephas, Q_{III-IV}); *з* — коренной зуб африканского слона (Loxodonta, Q_{III-IV}). д — дентин, ц — цемент, э — эмаль

Зубной аппарат состоит из одной или двух пар резцов (бивней) и коренных зубов. Число бивней меняется от двух пар (верхние и нижние — древние мастодонты) до одной верхней пары, соответствующей вторым резцам (большинство хоботных). Реже бивни представлены только нижней парой, изогнутой вниз (дейнотерии). Бивни растут в течение всей жизни. Жевательная поверхность коренных зубов в эволюции хоботных меняется от бугорчатой и гребневидной (мастодонтовые) до пластинчатых (слоновые — мамонты и слоны). У хоботных уникальная для млекопитающих система горизонтального замещения зубов. Новый растущий зуб давит на функционирующий (работающий) и смещает его вперед. При этом происходит более интенсивное стирание передней части работающего зуба, он уменьшается в длине, а остатки выпадают.

52–2697

Хоботные возникли от кондилартр в Африке, позднее — 16 млн лет назад — расселились в Евразии, а затем — 3 млн лет спустя — в Северной Америке. Хоботные имеют общих предков с сиреновыми (₽–Q) и дамановыми ($₽_2$–Q). Средний палеоген (эоцен) — современность.

Отряд Китообразные Cetacea (греч. ketos — морское чудовище) — вторичноводные млекопитающие, постоянно обитающие в водной среде. Могут находиться под водой до 1,5 часов. Внешний вид китообразных конвергентно сходен с рыбами, вплоть до формы хвостового, спинного и грудных «плавников». Скелет последних представлен сильно укороченной четырех- или пятипалой передней конечностью с множеством фаланг (полифалангия). Задние конечности и тазовые кости редуцированы. Носовые отверстия смещены назад. Средний палеоген (эоцен) — современность.

В состав китообразных включают три группы: древние, зубатые и беззубые киты. Древние китообразные похожи на некоторых древних кондилартр. У них удлиненный низкий череп, многобугорчатые коренные и конические предкоренные зубы. Средний палеоген (эоцен) — ранний неоген (миоцен).

У зубатых китообразных (дельфины, кашалоты, нарвалы, клюворылые) в отличие от древних череп укорачивается, но увеличивается в высоту; зубы становятся однообразными, а их число возрастает до 240 или сокращается до 2. Длина тела зубатых китообразных от 1,2 до 20 м. Морские, реже речные и озерные. Охотятся на рыб, головоногих, ракообразных и червей. Средний палеоген (эоцен) — современность.

У беззубых китообразных (гладкие, серые и полосатые киты) вместо редуцированных зубов в ротовой полости возникают многочисленные (до 400 пар) роговые пластины («усы»), свисающие от нёба вниз. Длина усовидных пластин может достигать 4,5 м. Поэтому беззубых китообразных иногда называют усатыми. Размеры черепа, особенно ротовой полости, достигают внушительных размеров. Длина тела до 33 м. Беззубые киты — обитатели только морей и океанов. Они питаются разнообразным планктоном, преимущественно крылоногими моллюсками и ракообразными, а также стайными мелкими рыбами, реже кальмарами. Поздний палеоген (олигоцен) — современность.

Происхождение зубатых китов связывают с древними копытными — кондилартрами. Беззубые киты, возможно, происходят от других предков.

Отряд Парнопалые (Парнокопытные) — Artiodactyla (греч. artios — чётный; dactylos — палец, выступ): современные свинообразные — свиньи ($₽_2$–Q), пекари ($₽_2$–Q), гиппопотамы (N–Q) и жвачные — олени ($₽_3$–Q), бычьи ($₽_3$–Q), оленьковые (N–Q),

жирафовые (N–Q), антилокапры (N–Q); среди ископаемых наиболее известны антракотериевые ($₽_2$–Q) и кайнотериевые ($₽_2$–N_1). Верблюдовых из-за необычности уровня биологической организации, хотя они филогенетически связаны с парнопалыми, обычно выделяют в отдельный отряд мозоленогих ($₽_2$–Q). Размеры тела парнопалых в длину от 0,5 до 4,5 м, в высоту до 2–5,5 м. Конечности от коротких до длинных с различно оформленными копытами. Число пальцев у подавляющего большинства равно двум или четырем, из них третий и четвертый самые крупные и почти равной величины. У жвачных и верблюдов третья и четвертая пястные и плюсневые кости срастаются в одну трубчатую кость — «дудку». Коренные зубы от бунодонтных до селенодонтных с разнообразными переходами между ними.

В четвертичное время наиболее многочисленными из парнопалых стали полорогие жвачные: газели, антилопы, сайгаки, быки, козы, бараны, бизоны, буйволы, архары и др. Бычьи имеют многокамерный желудок, наиболее совершенно приспособленный к перевариванию растительной клетчатки, что дало им возможность использовать разнообразные растительные корма и расширить территории обитания.

Парнопалые имеют иные корни, чем непарнопалые. Они произошли от самой примитивной группы среди древних копытных — кондилартр, имевших ряд признаков, характерных для хищников. Обособление парнопалых в самостоятельную группу было связано прежде всего с развитием специфического аппарата передвижения, а не зубной системы. Средний палеоген (эоцен) — современность.

Отряд Приматы — Primates (лат. primates — первенствующий) — включает низших приматов (тупайи, долгопяты, лемуры, индри, лори и ряд ископаемых семейств) и высших приматов (широконосые обезьяны Нового Света и узконосые обезьяны Старого Света). К последним относятся мартышкообразные и человекообразные. Длина тела приматов от 10 см до 1,5–2 м. Своеобразие приматов заключается в том, что пятипалые конечности, особенно передние, обладают высокой хватательной подвижностью и цепкостью. В этом исключительно важную роль играет подвижность первого пальца, противостоящего остальным почти под прямым углом. Для приматов характерен довольно большой объем головного мозга с хорошо развитыми извилинами, сложно дифференцированного на разнообразные отделы (рис. 244).

Первые приматы появились в раннемеловое время от группы, близкой к насекомоядным. Начальные этапы эволюции приматов связаны с обитанием и питанием в древесно-кустарниковом ярусе, к чему хорошо были приспособлены строение кисти и

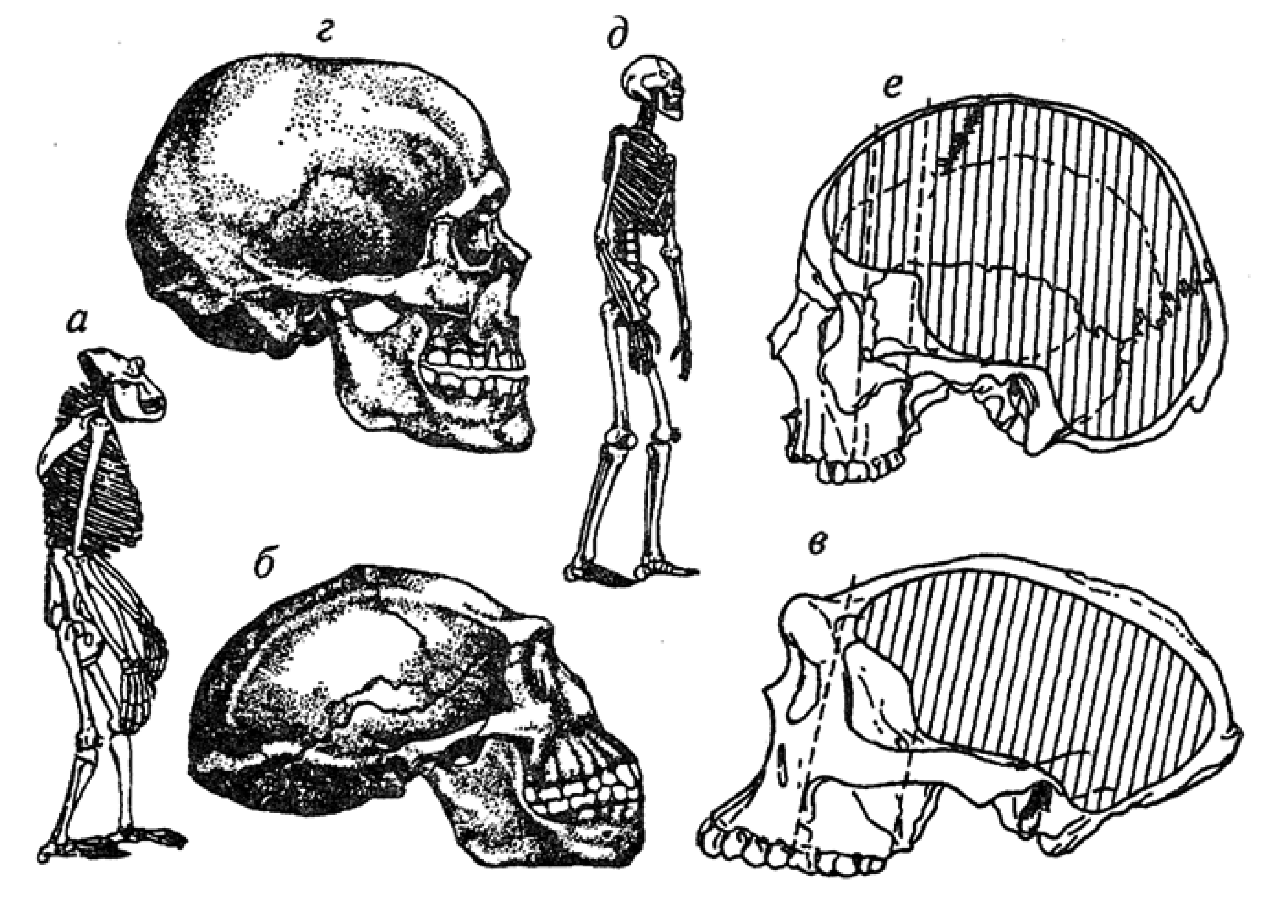


Рис. 244. Отряд Приматы (K–Q)
а — скелет гориллы; *б*, *в* —Homo erectus: *б* — череп питекантропа, *в* — схема черепа с мозговой коробкой (заштриховано); *г–е* — Homo sapiens: *г* — череп кроманьонского человека, *д* — скелет современного человека, *е* — схема черепа с мозговой коробкой (заштриховано)

особенности зубной системы. В течение кайнозоя приматы были широко распространенной и многочисленной группой, хотя их остатки редки, что типично для сухопутных животных, обитающих далеко от областей интенсивного осадконакопления. Предметом особого интереса палеонтологов и особенно антропологов является история узконосых обезьян Старого Света, так как она связана с возникновением человека. Остатки древнейшего представителя высших приматов найдены в среднем палеогене (эоцен) Мьянмы (Бирма). Из позднего палеогена (олигоцен) Африки известны обезьяны, близкие к общим предкам мартышкообразных и человекообразных. В самом начале неогена (миоцен) отделилась ветвь человекообразных, быстро достигшая большого систематического разнообразия. К середине миоцена, около 15 млн лет назад, оформилась группа, которую рассматривают как предковую для всех человекообразных. Конкретный предок однозначно не установлен, но считают, что ближе всего к нему рамопитеки. От этого предка произошли австралопитеки, а также, возможно, человек и другие группы. Однако не исключено, что человек ведет свое начало непосредственно от австралопитеков (рис. 245).

Первым видом рода Homo, уже изготавливавшим орудия, был Homo habilis, или Человек умелый (2,8–2,0 млн лет назад; плиоцен). Следующая стадия — Homo erectus, или Человек прямоходящий (1,9–0,3 млн лет; эоплейстоцен — средний плейстоцен); ранее его рассматривали как типовой вид рода Питекантроп —

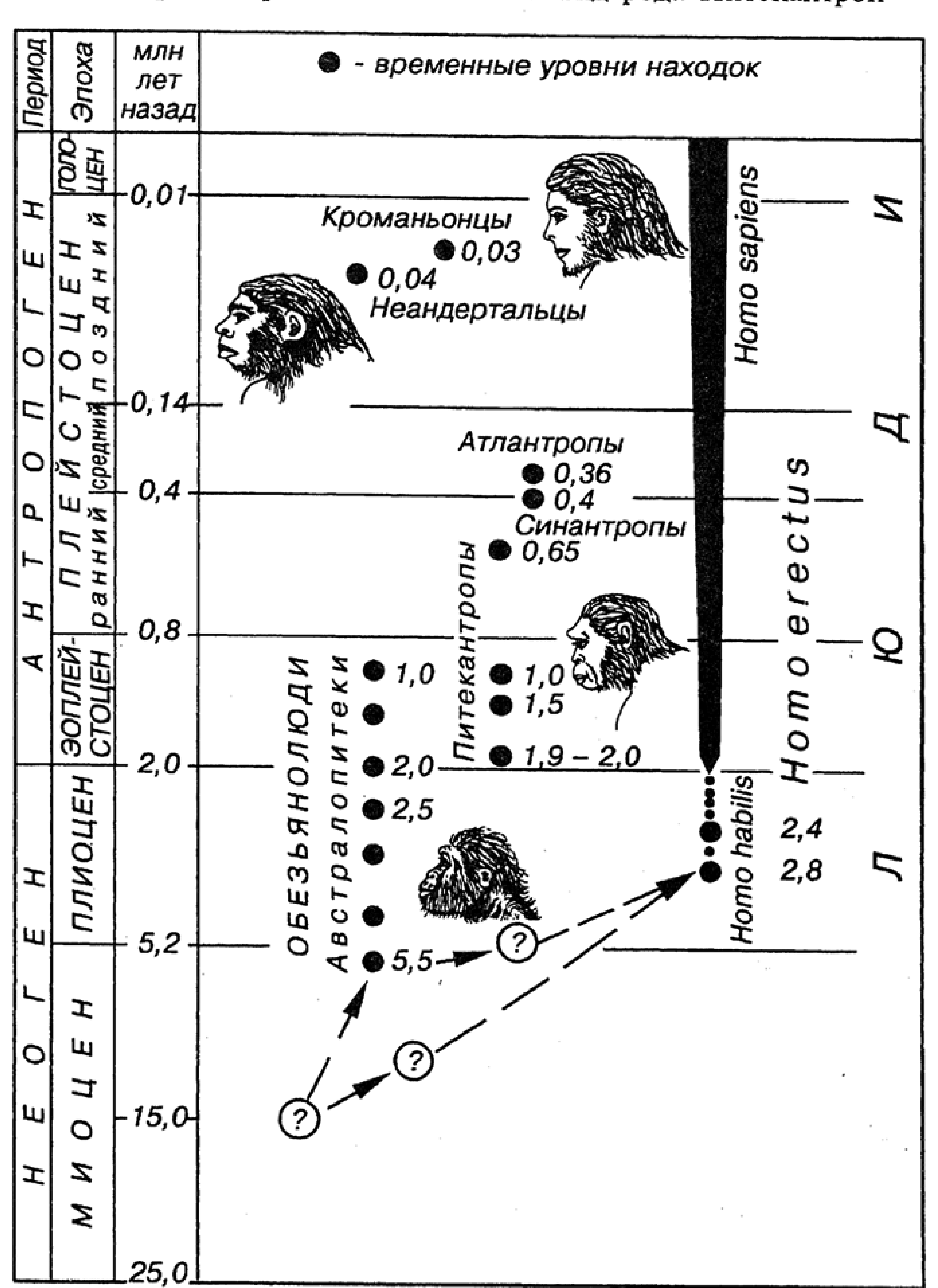


Рис. 245. Схема происхождения и развития человека

Pithekantropus (греч. pithekos — обезьяна; antropos — человек). Человек прямоходящий уже умел пользоваться огнем. Его сменил Homo sapiens, или Человек разумный (0,4 млн лет назад — современность). Существуют также названия перволюдей, связанные с их местонахождениями, например: Синантропы (Китай), Атлантропы (горы в Африке), Неандертальцы (долина Неандерталь, Германия), Кроманьонцы (грот Кро-Маньон, Франция). Синантропов, атлантропов и питекантропов объединяют в вид Homo erectus, а неандертальцев, кроманьонцев и современного человека — в вид Homo sapiens с выделением первого в самостоятельный подвид Homo sapiens neanderthalensis, а вторых — Homo sapiens sapiens.

Интервал существования приматов ранний мел — современность.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Предшественниками позвоночных были бесчерепные хордовые, давшие также начало и оболочникам. Наиболее древние достоверные бесчерепные хордовые известны из среднего кембрия (см. рис. 220). Проблематичные находки последних указаны из венда Архангельской области. Самыми древними и примитивными формами среди позвоночных животных (черепные) являются бесчелюстные, кожные пластины экзоскелета которых найдены в позднем кембрии (см. рис. 222).

В позднем кембрии и ордовике бесчелюстные представлены классом парноноздрёвых (разнощитковые, телодонты), в силуре к ним присоединились непарноноздрёвые (беспанцирные и костнопанцирные). Внешне бесчелюстные конвергентно сходны с рыбами. В отличие от рыб они не имели подвижной челюсти, парные плавники у них, как правило, отсутствовали. Телодонты наиболее примитивные бесчелюстные, на это указывает строение кожного скелета, состоявшего из изолированных плакоидных чешуй. От телодонт произошли все группы бесчелюстных и первые древние челюстноротые. Расцвет бесчелюстных совпал с поздним силуром и ранним-средним девоном. В конце девона они почти полностью исчезли. Достоверные находки круглоротых (миноги) известны из карбона.

В конце силура появились первые челюстноротые, представленные рыбами двух классов: пластинокожими (артродиры, поздний силур — девон; антиархи, средний-поздний девон) и акантодами (поздний силур — пермь). Возможно, в позднем силуре

появились и первые акуловые. В течение девона сформировались еще два класса рыб: костные (ранний девон — современность) и хрящевые (средний девон — современность). Класс костных рыб объединяет подклассы кистепёрых (ранний девон — современность), двоякодышащих и лучепёрых рыб (средний девон — современность).

Таким образом, девон является не только временем расцвета бесчелюстных, но и временем интенсивного формообразования древних челюстноротых, представленных многочисленными и разнообразными рыбами, из которых исключительно важное эволюционное значение имеют кистепёрые. На протяжении всего своего существования рыбы были и остаются господствующей группой среди водных позвоночных. В палеозое они представлены в основном пластинокожими, акантодами, кистепёрыми и двоякодышащими. В конце палеозоя наблюдался расцвет акуловых и цельноголовых из хрящевых рыб и некоторых лучепёрых из класса костных рыб. В мезозое преобладали акуловые и цельнокостные лучепёрые рыбы. К кайнозою приурочен расцвет костистых лучепёрых рыб.

Две группы рыб, кистепёрые и двоякодышащие, имели морфофизиологические предпосылки для освоения наземной среды (преадаптация). Это прежде всего органы дыхания (легкие) и органы движения — удлиненные мускулистые парные плавники, содержавшие элементы, послужившие в дальнейшем основой для скелета конечностей четвероногих. Ранее считали, что исходной группой наземных четвероногих были двоякодышащие, но позднее было доказано, что ими являлись кистепёрые рыбы. Появление первых наземных позвоночных обусловлено определенным морфофизиологическим уровнем кистепёрых рыб, пригодным для наземного существования и освоения ими прибрежных пространств в поисках пищи, а не регрессиями и трансгрессиями, как думали ранее.

Первые палеозойские земноводные (или амфибии) были достаточно разнообразными. Они обладали различными комбинациями признаков, что указывает на их происхождение от разных предковых групп кистепёрых рыб (парафилия). На протяжении позднего девона и начала карбона земноводные были единственным классом наземных четвероногих. С карбоном и пермью связан расцвет древних земноводных — стегоцефалов, доживших до мела. Они имели сплошную «крышу» черепа, состоящую из костных скульптированных щитков, покрывающих голову и обычно туловище. На черепе находились отверстия для глаз, ноздрей и теменного «глаза». Новые «голые» земноводные,

лягушки и жабы, появились в триасе и существуют в настоящее время, испытывая расцвет.

В карбоне появились еще два класса четвероногих: пресмыкающиеся — рептилии и парарептилии. Парарептилии обладают одновременно признаками земноводных и рептилий, но не являются промежуточной группой между ними, а представляют ветвь, развивающуюся параллельно рептилиям. Современные парарептилии представлены черепахами (триас — современность); ископаемые — котилозаврами (средний карбон — триас) и сеймуриаморфами (пермь).

Класс пресмыкающихся, или рептилии, появился, по-видимому, в раннем карбоне от стегоцефалов из группы низших батрахозавров. Пресмыкающиеся особенно многочисленны, а также морфологически и экологически разнообразны в мезозое. Среди них известны плавающие, летающие, бегающие, ходящие и ползающие формы.

Плавающие представлены крокодилоподобными рептилиями с ластами и плавниками (мезозавры, поздний карбон или ранняя пермь; плиозавры, поздняя юра — мел; мозазавры, поздний мел). Другие плавающие рептилии представлены плезиозаврами со змеевидной шеей, маленькой головой, туловищем с ластами и укороченным хвостом (средний триас — мел), черепахоподобными плакодонтами (средний триас — ранняя юра), рыбовидными ихтиозаврами (средний триас — мел).

Среди летающих пресмыкающихся известны две группы: планирующие и собственно летающие. Первые планирующие уже встречаются среди текодонтов — это псевдозухии небольших размеров (поздняя пермь — триас). От них произошли летающие ящеры (птерозавры) различных размеров, вплоть до гигантов (поздний триас — мел).

Наиболее многочисленными пресмыкающимися в мезозое были ходящие и бегающие динозавры (средний триас — мел). Они возникли от морфологически и экологически сходных текодонтов — псевдозухий. Динозавры передвигались на четырех или двух конечностях, как и их предки псевдозухии.

Среди двуногих динозавров обращают на себя внимание птицеподобные страусообразные формы, иногда с перьевым покрытием, — Avimimus (поздний мел). Возможно, от подобных форм произошли птицы.

В мезозое продолжала существовать прогрессивная группа зверообразных рептилий, впервые появившаяся в позднем карбоне и вымершая в средней юре. В триасе они дали начало млекопитающим. Таким образом, пресмыкающиеся были основной

группой наземной биоты позвоночных в мезозойское время. С начала кайнозоя и в настоящее время число и разнообразие рептилий сокращаются в связи с экспансией птиц и млекопитающих (см. рис. 221).

В мезозое, времени господства класса рептилий, появились еще два класса высших четвероногих — тетрапод: птицы и млекопитающие. Происхождение птиц дискуссионно: от быстро бегающих, а затем взлетающих пресмыкающихся открытых пространств или от древесных планирующих форм. Первые птицы (род Protoavis) обнаружены в позднем триасе. В юре и мелу известны уже многочисленные находки птиц. Позднеюрского археоптерикса считают тупиковой ветвью в классе птиц, а не их предком, как раньше.

В позднем триасе найдены первые древние млекопитающие, возникшие от зверообразных пресмыкающихся, обладавших примитивными дифференцированными зубами, волосяным и шерстистым покровом, еще не совершенной теплокровностью, и небольшими размерами тела. В мезозое имеется несколько временных уровней появления млекопитающих, указывающих на их многократное и независимое появление от различных групп зверообразных пресмыкающихся.

С кайнозоя, включая и настоящее время, плацентарные млекопитающие испытывают биологический прогресс: число особей огромно и все возрастает; формо- и видообразование интенсивное; пространства обитания планетарно охватывают поверхность литосферы, гидросферу и атмосферу. В настоящее время плацентарные млекопитающие вместе с птицами являются господствующей группой в наземной биоте. По видовому разнообразию плацентарные занимают третье место после членистоногих и моллюсков (см. форзац 1).

Особое место в истории позвоночных и биосферы в целом занимает человек. С точки зрения объектов питания ему нет равных: он всеяден и обычно действует как «суперхищник», занимая господствующее положение в самых разных пищевых пирамидах от морских до наземно-воздушных. Благодаря умственной деятельности человек фантастически усилил свои возможности, морфологически довольно скромные. Человек с помощью придуманных приспособлений может перемещаться на суше, в море, воздушном и космическом пространстве с огромной скоростью; передавать информацию почти мгновенно в любую точку Земли и т.д. Человек, используя биосферу, изменяет и стремительно разрушает ее. Можно сказать, что он является «кошмаром биосферы», одновременно оставаясь ее неотъемлемой составной частью.

ГРУППЫ НЕЯСНОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ

Ниже рассматриваются некоторые группы ископаемых организмов неопределенной биологической принадлежности, имеющие большое стратиграфическое значение или представляющие интерес с точки зрения разнообразия органического мира. Систематическая принадлежность этих групп является предметом дискуссии начиная с ранга (класс или тип?) и кончая положением в системе (растения или животные?, одноклеточные или многоклеточные?). Разнообразие проблематик выявлено преимущественно методом химической препарировки.

НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ ЦАРСТВО. INCERTAE REGNUM

АКРИТАРХИ. ACRITARCHI

(греч. acritarcha — неопределенный, неясного происхождения)

Акритархи — микроскопические организмы в виде капсул шарообразной, эллиптической или дискоидальной формы (рис. 246). Их размеры изменяются от 8–500 мкм до 1 мм. Оболочки капсул одно- или многослойные, они состоят из органического вещества желтого или коричневого цвета. Внешняя поверхность капсул гладкая либо шероховатая зернистая, точечная или перфорированная, нередко несущая шипы и выросты. На одном из полюсов оболочки обычно имеется отверстие или рубец округлой или щелевидной формы. Акритархи чаще встречаются как отдельные экземпляры, но могли образовывать и скопления. Систематическое положение акритарх спорное. Более того, одни исследователи считают акритарх единой, другие — сборной группой. Большинство относят их к одноклеточным водорослям, ведущим планктонный

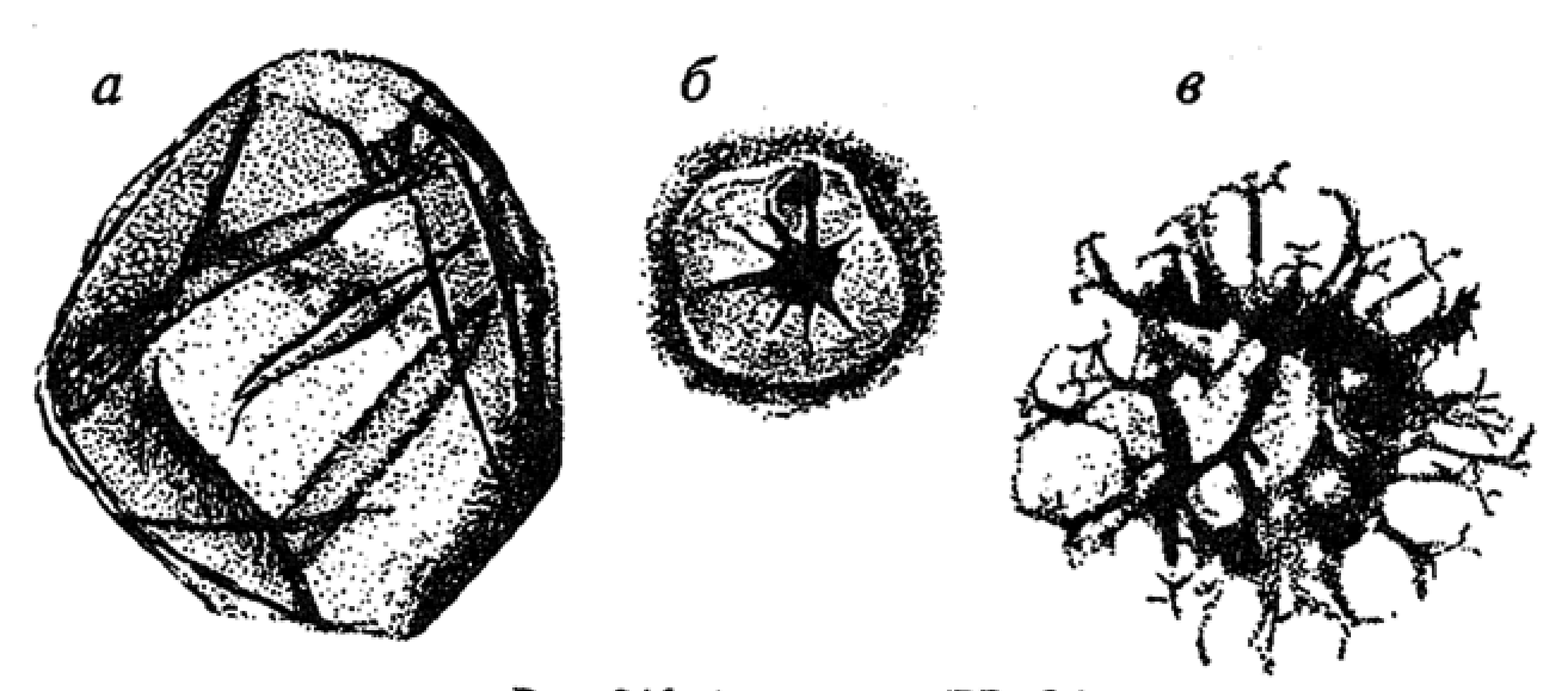


Рис. 246. Акритархи ($PR–Q_1$)
а — Multiplicisphaeridium ($Є_1$); *б* — Archaeodiscina($Є_1$); *в* — Tasmanites ($Є_1$).Увел.

образ жизни. Но есть точка зрения, что акритархи представляют собой цисты водорослей (их описывали под названием хистрикосфериды — шипастые сферы) или споры высших наземных растений из группы мхов или риниофитов. Некоторые исследователи рассматривают акритарх как яйца различных животных.

Протерозой — плейстоцен; распространены почти повсеместно, имеют большое стратиграфическое значение для отложений венда и кембрия.

ХИТИНОЗОА. CHITINOZOA

(греч. chitin, chiton — покров, одежда древних греков; zoa — животные)

Хитинозоа — микроскопические организмы, имеющие размеры от 30–40 до 500 мкм, преимущественно 100 мкм. Они представлены капсулами, состав которых по внешнему виду напоминает хитин (что и определило название группы). Однако химический анализ показывает, что имеются существенные отличия от хитина. Форма капсул разнообразна, чаще напоминает колбочки и бутылочки (рис. 247). Внешняя поверхность гладкая или несет различные выросты. На суженном конце располагается крупное отверстие — устье, а на противоположном — маленькое, обычно полузамкнутое или замкнутое отверстие (пора). Устье нередко закрыто крышечкой. Оно открывается в трубку, ведущую в полость. Эта полость отделена от внешней стенки пространством, заполненным различными скелетными образованиями. Капсулы хитинозоа встречаются изолированно друг от друга (одиночные представители?), а также образуют скопления различной формы (колониальные представители?).

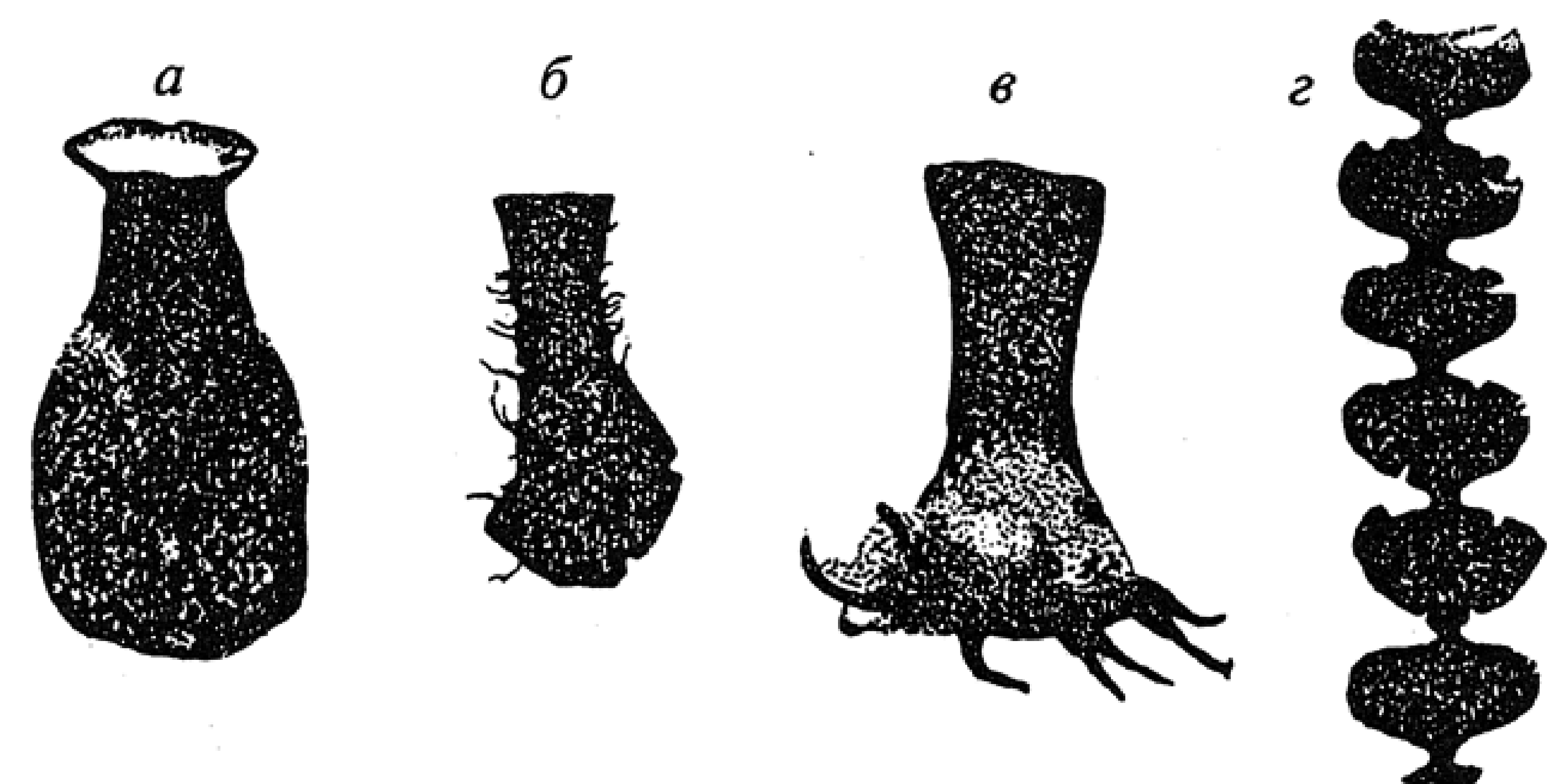


Рис. 247. Хитинозоа ($Є_3$?, O–D)
а–в — одиночные формы: *а* — Lagenochitina estonica Eis. (O_1a), *б* — Angochitina sp. (D_2 gv), *в* — Ancyrochitina sp. (S_2p); *г* — колониальная форма — Margochitina margaritana catenaria Obut (D_1) (Обут, 1973)

При классификации хитинозоа учитывают форму и контур поперечного и продольного сечений, скульптуру внешней поверхности, внутреннее строение и т.д.

Ранг и систематическое положение (включая принадлежность к царству) хитинозоа неизвестны. Из ископаемых форм они ближе всего акритархам. Возможно, это были одноклеточные растения, сходные с водорослями — динофлагеллятами, либо одноклеточные животные, подобные ресничным инфузориям (тинтиннидам) или саркодовым (вымершим фораминиферам).

Имеются высказывания о том, что они были многоклеточными животными, принадлежащими книдариям (гидроиды), либо представляли собой капсулы яиц или экскрементов червей и моллюсков — гастропод. Последнюю точку зрения поддерживают большинство исследователей. Так, Р. Козловский полагал, что хитинозоа представляет собой часть организма, а не скелет целого организма. Наконец, не исключено, что хитинозоа принадлежат к неизвестному вымершему типу или классу.

Массовые находки хитинозоа приурочены к платформенным областям. Интерпретация образа жизни хитинозоа зависит от точки зрения о систематическом положении этой группы. Одни считают их бентосными организмами, другие относят к планктону или псевдопланктону.

Поздний кембрий?, ордовик — девон. Хитинозоа имеют большое значение для биостратиграфии.

КЛАСС (?) РЕЦЕПТАКУЛИТЫ. CLASSIS (?) RECEPTACULITA

(лат. receptaculum — вместилище, хранилище)

Рецептакулиты представляют собой округлые, дискоидальные, конические и грушевидные образования размером до 15–20 см в высоту и 7 см в поперечнике (рис. 248). С наружной стороны они покрыты известковыми кроющими пластинами — «чешуями», отчего их также называют *чешуеносцы* (Squamiferida). Кроющие пластины расположены спирально или горизонтальными и вертикальными рядами. Пластины имеют различную форму: прямоугольную, квадратную, ромбическую или шестиугольную. Под кроющими пластинками находится система перекладин из четырех перпендикулярно сросшихся игловидных лучей, от центра которых отходит пятый «луч» — радиаль, заканчивающийся подобной четырехлучевой перекладиной, образующей внутреннюю стенку. Описанная конструкция напоминает сдвоенную пятилучевую спикулу, за что это образование названо *дипентактина* (греч. di, dis — два, дважды; pente — пять; aktis — луч). В других случаях радиаль оканчивается одной толстой перекладиной или корневидными отростками.

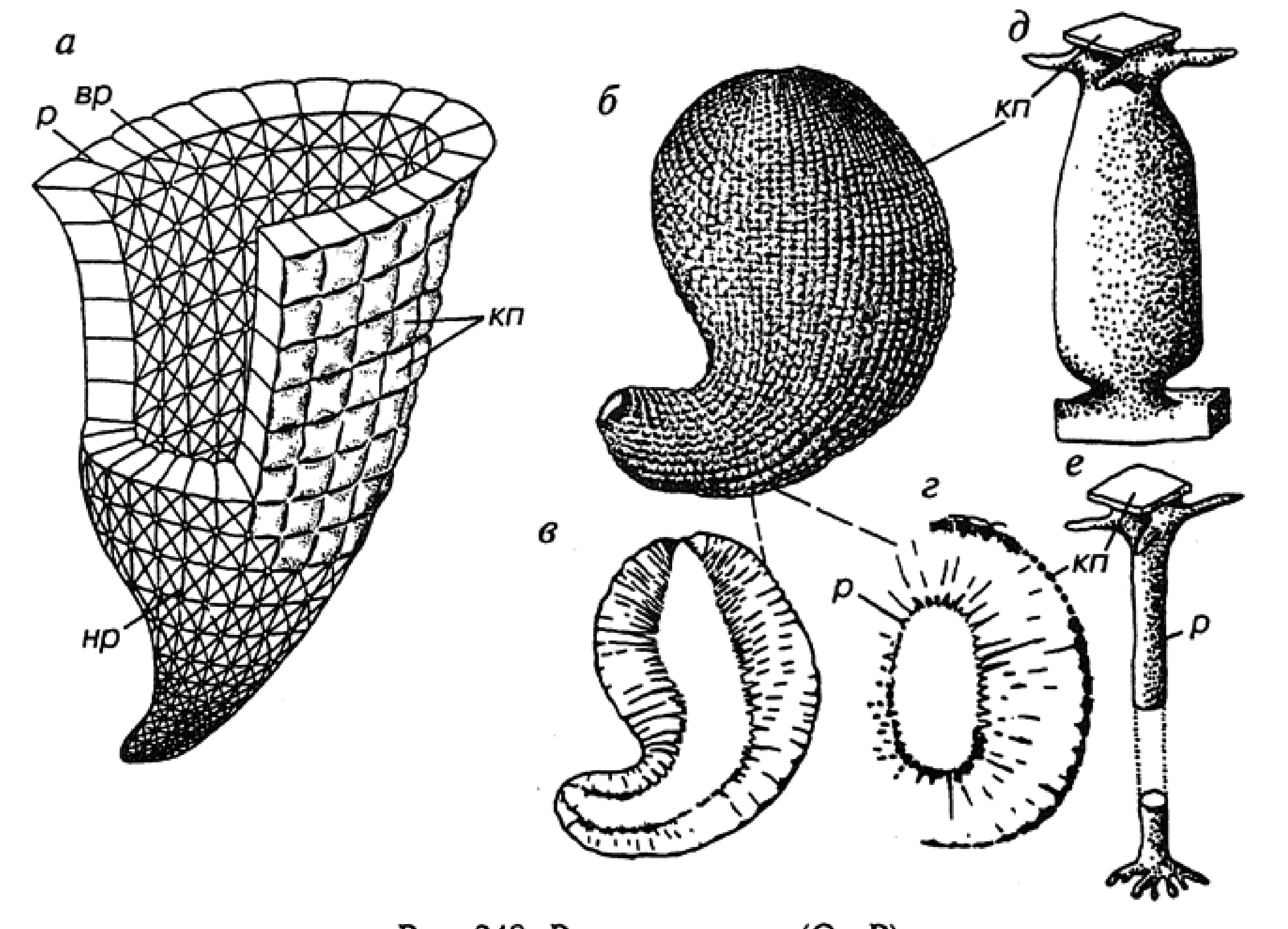


Рис. 248. Рецептакулиты (O_2–P)
а — схема строения скелета; *б–г* — Ischadites (O_2); *д, е* — строение дипентактины (Проблематики фанерозоя, 1981). вр — внутренняя решетка, кп — кроющие пластины, нр — наружная решетка, р —радиаль

Возможно, на границах кроющих пластинок были поры, открывавшиеся в различные полости. Внутренняя стенка ограничивала центральную полость, на вершине которой находилось отверстие.

Известно около 100 видов. Систематическое положение и ранг рецептакулит дискуссионны. В настоящее время рассматриваются три варианта: 1) царство животных, самостоятельный класс типа Spongiata, так как имеется «спикула» — дипентактина и, возможно, поры, 2) самостоятельный класс и тип царства Archeata, которое было предложено в 1981 г. И.Т. Журавлевой и Е.И. Мягковой для рецептакулит, археоциат, афросальпингидей и других морфологически подобных групп, 3) царство растений (водоросли). Кстати, первоначально рецептакулиты были описаны как шишки хвойных растений.

Рецептакулиты относятся к прикрепленному, реже свободнолежащему бентосу мелководья; по способу питания, вероятно, фильтраторы. Они нередко участвовали в образовании органогенных построек. В ордовике Эстонии известны рецептакулитовые известняки. Рецептакулиты пока не имеют стратиграфического значения, а интересны как палеобиологический объект одного из направлений эволюции. Средний ордовик — пермь.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Возраст нашей планеты оценивается примерно в 4,5–4,6 млрд лет. Наиболее ранние этапы зарождения, становления и развития Земли как одной из планет Солнечной системы относятся к области сравнительной планетологии. От момента аккреции Земли и до окончания интенсивного метеоритного потока (до 4–3,8 млрд лет) выделяется наиболее древнее подразделение — катархей. Взгляды о наличии или отсутствии жизни в это время наиболее туманны и гипотетичны, нередко противоречивы и дискуссионны. Начало датировки геологической истории примерно соответствует интервалу в 4,2–3,8 млрд лет. В геологическом летосчислении наиболее крупные временные отрезки получили название «эоны» (археозой, протерозой и фанерозой), несомненно, что уже в археозое существовала жизнь. Проблематичные организмы указываются с уровня 3,8 млрд лет, а достоверные происходят из кремнистых пород, возраст которых оценивается в 3,5 млрд лет (рис. 249).

Таким образом, длительная история органического мира насчитывает около 4 млрд лет. Представления о фанерозойской истории сложились достаточно давно, но и они, не говоря уже о археозое и протерозое, непрерывно пополняются на основании новых находок ископаемых, а также расширения наших знаний в молекулярной биохимии, геохимии, биологии и т.д.

Естественно, что в ископаемом состоянии сохраняется небольшая часть организмов прошлых биот. Это прежде всего организмы, имеющие скелет или скелетизированные части. Бесскелетные организмы сохраняются крайне редко в виде отпечатков, ядер и хемофоссилий, что определяет фрагментарность и неполноту палеонтологической летописи.

АРХЕОЗОЙСКИЙ ЭОН

(греч. archaios — древний, первый; zoe — жизнь)

Начало около 4,0–3,8 млрд, конец — 2,5 млрд лет назад; длительность археозоя 1,3–1,5 млрд лет. В археозое несомненно существовали не только литосфера, гидросфера, атмосфера, но и биосфера.

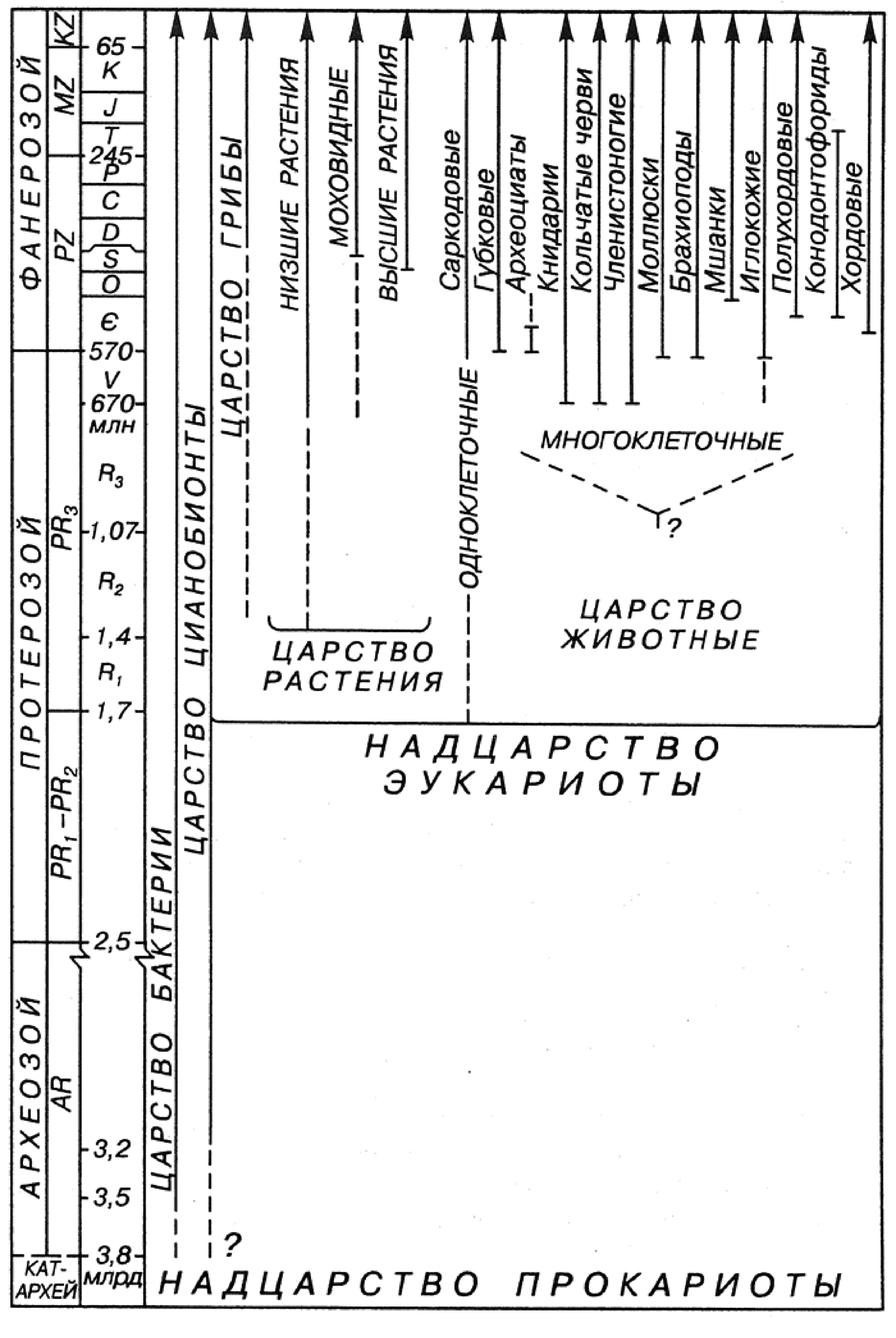


Рис. 249. Развитие органического мира во времени

Формирование биосферы началось около 3,8, но не позднее 3,5–3,2 млрд лет назад. Наиболее важные палеонтологические свидетельства жизни связаны с хемофоссилиями, представленными органическими биомолекулами, и микрофоссилиями в виде различных «телец» и оболочек (3,5–3,2 млрд лет).

На рубеже 3,2 млрд лет обнаружены первые достоверные строматолиты, представляющие собой продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов. Таким образом, в археозойском эоне жили прокариоты обоих царств: бактерии, преимущественно хемосинтезирующие анаэробные, и фотосинтезирующие цианобионты, продуцирующие кислород.

И бактерии и цианобионты в основном представлены продуктами жизнедеятельности в виде органических (хемофоссилии) и минеральных скоплений (фосфориты, железистые кварциты, известковые строматолиты, онколиты, катаграфии и т.д.). Реже встречаются оболочки и «тельца» бактерий и цианобионтов. Не исключено, что в археозое появились первые эукариоты из царства грибов, морфологически сходные с дрожжевыми грибками. В начале археозоя в составе атмосферы много метана, углеводорода, сероводорода, аммиака и водяных паров.

ПРОТЕРОЗОЙСКИЙ ЭОН

(греч. proteros — более ранний, первичный; zoe — жизнь)

Начало около 2,5 млрд, конец — 0,6–0,53 млрд лет назад; длительность протерозоя около 2 млрд лет. Возникли аэробные бактерии и первые эукариоты всех трех царств: грибы, растения, животные, представленные органикостенными микрофоссилиями (в том числе акритархами), отпечатками, продуктами жизнедеятельности и хемофоссилиями. Аэробные бактерии и одноклеточные водоросли появились с рубежа 1,8–1,7 млрд лет; многоклеточные водоросли на рубеже около 1,0 млрд лет, но, возможно, и раньше, где-то около 1,4 млрд лет назад. Животные появились позднее растений, достоверные одноклеточные известны с рубежа 1,0 млрд лет, а многоклеточные — около 0,7 млрд лет назад, хотя не исключается их более раннее появление.

Разнообразие жизни особенно возросло во второй половине протерозоя, в рифее (интервал 1,7–0,67 млрд лет) и в венде (интервал 670–570 млн лет). В конце рифея (700 млн лет) началась кремнеземная биоминерализация, по-видимому, связанная с золотистыми водорослями. Но особенно характерны для рифея и в меньшей степени для венда строматолиты, представленные мощными толщами биогенных известняков всеглобального распространения. Строматолиты были сформированы в результате

жизнедеятельности цианобионтов в симбиозе с бактериями, явившимися первыми рифостроящими организмами в истории Земли.

Для протерозоя характерно изменение в атмосфере баланса метана, углекислого газа и кислорода. Содержание кислорода стало заметно возрастать с уровня 2,2 млрд лет, что было связано в основном с жизнедеятельностью цианобионтов. На рубеже около 1,8 млрд лет произошел качественный скачок и с тех пор содержание кислорода неуклонно приближалось к современному.

ВЕНДСКИЙ ПЕРИОД

(венды, венеды — название древнего славянского племени, населявшего север и запад России)

Особый заключительный этап развития жизни в протерозое начался примерно 670 млн лет назад; он продолжался около 80–100 млн лет и ввиду уникальности биоты этого времени обособлен

			Акритархи	Колониальные коккоидные микрофоссилии	Нитчатые септированные формы	Чехлы	Микрофоссилии сложной формы
ВЕНД	Венд	Юдомский					
РИФЕЙ	верхний	Лахандин-Уйский					
РИФЕЙ	верхний	Керпыльский					
РИФЕЙ	нижний-средний	Учурско-Аимчанский					

Рис. 250. Органикостенные микрофоссилии рифея и венда Восточной Сибири (Вейс, 1993)

54–2697

в так называемый вендский период. Для венда характерен первый максимум биоразнообразия. Здесь встречены многочисленные и разнообразные прокариоты (бактерии, цианобионты) и эукариоты (растения, животные, грибы). Особенно впечатляют органикостенные микрофоссилии (рис. 250) и отпечатки мягкотелых многоклеточных животных. Органикостенные микрофоссилии (в том числе и акритархи) представлены не только бактериями, цианобионтами, животными, водорослями, но, по-видимому, и спорами мхов. Если это так, то первыми наземными растениями были вендские мхи, а не силурийские риниофиты.

Особенностью вендской биоты является общепланетарное развитие мягкотелых многоклеточных животных, которые не имели секреционного минерального скелета (эдиакарская фауна). Животные представлены книдариями (медузы, полипы), кольчатыми и плоскими червями, членистоногими и (?) иглокожими. Помимо этого для венда характерны многочисленные проявления жизнедеятельности животных (следы ползания, проедания грунта, норки) и продукты жизнедеятельности цианобионтов (строматолитовые известняки).

ФАНЕРОЗОЙСКИЙ ЭОН

(греч. phaneros — видимый, явный; zoe — жизнь)

Фанерозойский эон начался около 600–530 млн лет назад и продолжается до сих пор. Начало фанерозоя устанавливается по появлению животных, которые обладали секреционными минеральными скелетами. Это явление носило массовый характер и наблюдалось почти у всех царств и типов животных.

На протяжении фанерозойского эона неоднократно происходили значительные преобразования (биотические события), зафиксированные в изменении разнообразия организмов (рис. 251). Эти события, с одной стороны, определяются массовым появлением новых групп организмов, а с другой — массовым вымиранием организмов крупного таксономического ранга.

Три эры (палеозойская, мезозойская, кайнозойская) насчитывают около 570–530 млн лет, причем наибольшая продолжительность — 350 млн лет — приходится на палеозойскую эру.

ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ЭРА

(греч. palaios — древний; zoe — жизнь)

Начало около 570 млн, конец — 250 млн лет; продолжительность около 320 млн лет. Присутствуют все пять царств: бактерии, цианобионты, грибы, растения и животные (см. рис. 249).

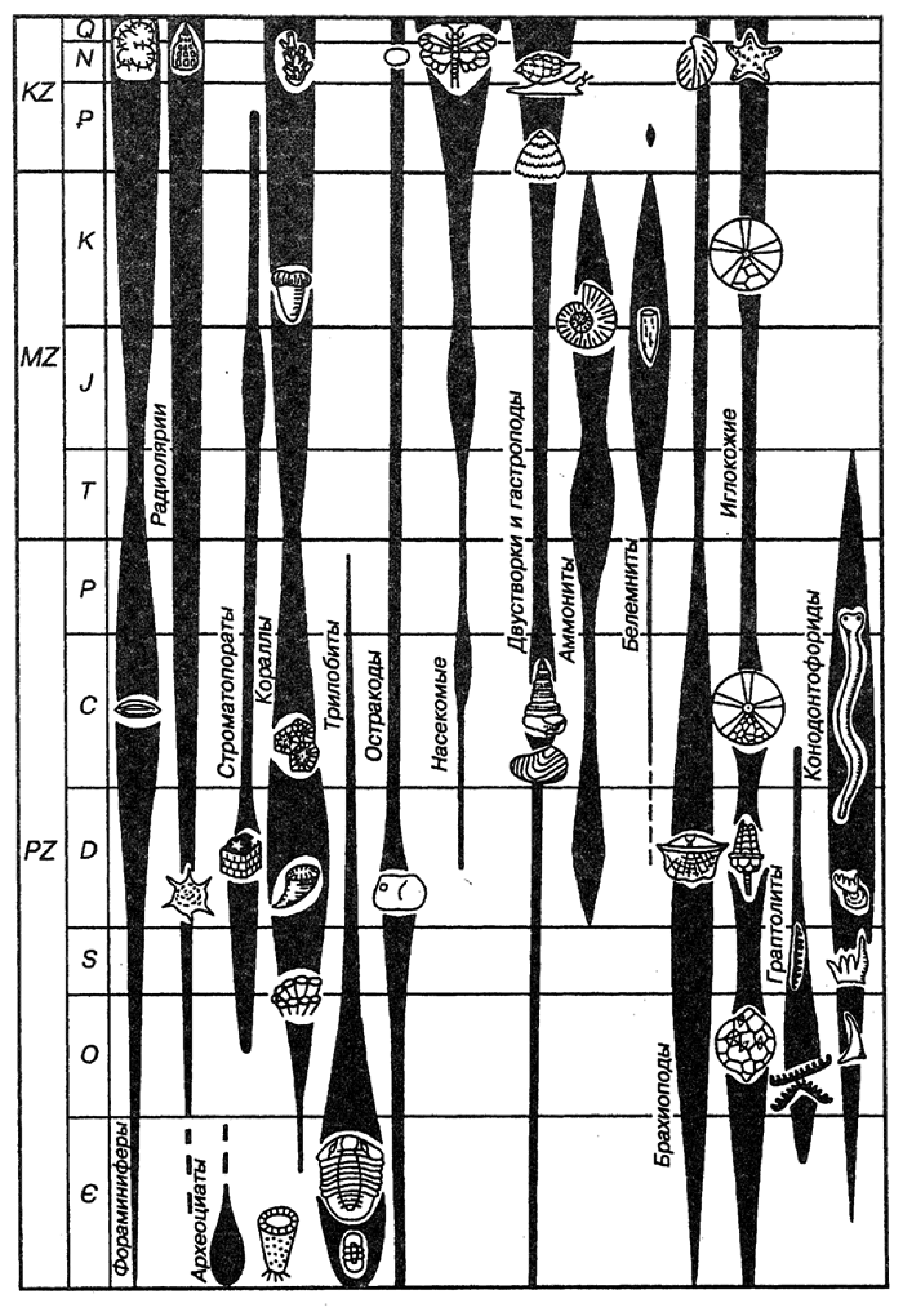


Рис. 251. Распространение беспозвоночных в фанерозое

Рифостроителями в начале палеозоя стали археоциаты, затем строматопораты, кораллы, мшанки, губки и известьвыделяющие красные и зеленые водоросли.

Палеозой подразделяется на шесть периодов: кембрий, ордовик, силур, девон, карбон и пермь.

КЕМБРИЙСКИЙ ПЕРИОД

(Cambria — лат. название п-ова Уэльс в Англии)

Начало около 570 млн, конец — 505 млн лет назад; продолжительность около 65 млн лет. Для кембрия характерно первое массовое появление животных, имевших секреционные минеральные скелеты — фосфатные, известковые, кремневые. Появились почти все типы животных, известные в настоящее время, в том числе хордовые. Из животных только в кембрии существовали археоциаты. Бурный расцвет испытали трилобиты, хиолиты, некоторые гастроподы, брахиоподы с органически-фосфатной раковиной, древние иглокожие и группы неясного систематического положения, в том числе акритархи. С кембрия следы жизнедеятельности животных становятся сложнее и разнообразнее, что связано с многообразием поведенческих реакций.

В кембрии возникли первые наземные беспозвоночные, представленные червями и членистоногими (многоножки). Преобладающая часть кембрийской биоты обитала в морских бассейнах (рис. 252). Рифостроящих цианобионтов докембрия сменили археоциаты и известьвыделяющие водоросли.

ОРДОВИКСКИЙ ПЕРИОД

(ордовики — название древнего племени, населявшего Великобританию)

Начало около 505 млн, конец — 440 млн лет назад; продолжительность около 65 млн лет. С ордовиком, особенно со средним, связано второе массовое появление разнообразных многоклеточных, имевших известковый скелет: это различные книдарии (строматопораты и кораллы), головоногие моллюски с прямыми раковинами, брахиоподы, иглокожие. В ордовике продолжается расцвет трилобитов, появились мечехвосты и граптолиты. Рифостроящие организмы, в первую очередь строматопораты и кораллы, пришли на смену кембрийским рифостроящим археоциатово-водорослевым сообществам. Позвоночные (один из подтипов хордовых), хотя и немногочисленны, но уже представлены двумя классами бесчелюстных (телодонты и разнощитковые; см. рис. 221). В конце ордовика наблюдается массовое вымирание многих древних групп беспозвоночных (см. рис. 20).

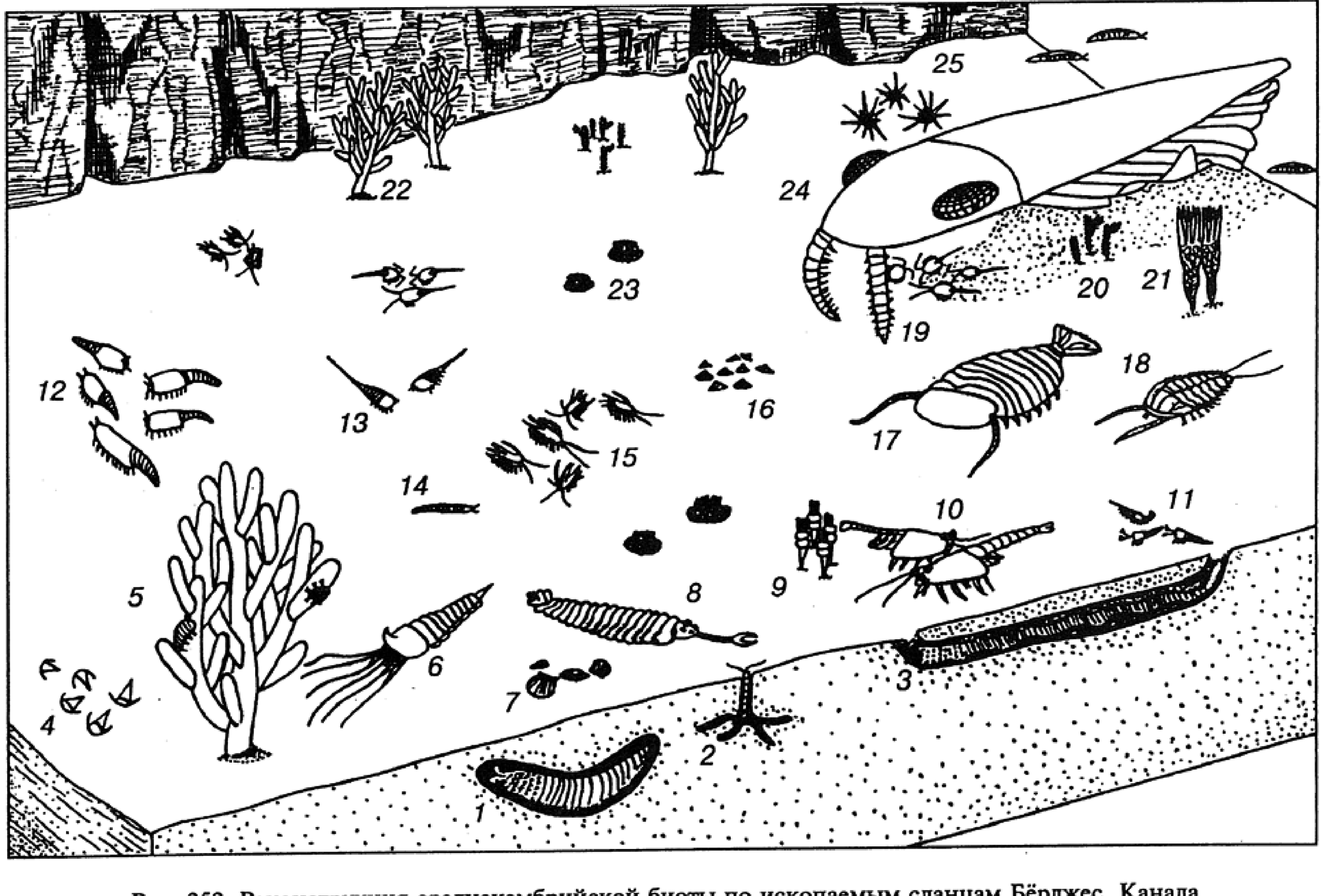


Рис. 252. Реконструкция среднекембрийской биоты по ископаемым сланцам Бёрджес, Канада (Conway Morris, Whittington, 1985): 1–25 — ископаемые губки, черви, членистоногие, моллюски, иглокожие и др.

СИЛУРИЙСКИЙ ПЕРИОД

(силуры — название древнего племени, населявшего Великобританию)

Начало около 440 млн, конец — 410 млн лет назад; продолжительность около 30 млн лет. Силур — самый короткий период палеозойской эры — знаменателен появлением наземных растений, имеющих облик трав (риниофиты). На суше кроме растений и многоножек встречались скорпионы. В водной среде возникли первые челюстноротые, представленные рыбами.

Происходит обновление морских беспозвоночных, среди фораминифер появляются первые представители, имевшие известковую раковину (ранее существовали только агглютинированные формы). Широко распространены разнообразные книдарии, головоногие моллюски с прямыми раковинами, членистоногие, брахиоподы, иглокожие, граптолиты и др.

ДЕВОНСКИЙ ПЕРИОД

(Девоншир — название графства в Великобритании)

Начало около 410 млн, конец — 360 млн лет назад; продолжительность около 50 млн лет. Основные биотические события девона следующие: появление первых наземных позвоночных и увеличение разнообразия высших растений и членистоногих. Растения представлены риниофитами и их потомками — плауновидными, хвощевидными, папоротниковидными и голосеменными, некоторые из них уже были представлены древесными формами. В этот период образовался почвенный покров. Дифференциация растений по фитогеографическим областям пока отсутствовала. Наземные позвоночные представлены земноводными — стегоцефалами. Сушу продолжали осваивать многочисленные членистоногие, появились первые пауки, клещи, насекомые.

Разнообразны и морские беспозвоночные девона, появляются аммониты — одна из важнейших групп головоногих моллюсков, приобретают большое значение конодонты. Среди лагунных членистоногих встречаются гигантские эвриптероидеи до 1,5–2 м в длину.

В пресноводных и морских бассейнах обитали разнообразные бесчелюстные и челюстноротые. Бесчелюстные этого времени: телодонты, разнощитковые, костнопанцирные. Среди челюстноротых известны представители всех классов рыб: пластинокожие, акантоды, хрящевые и костные. Особенно многочисленны костные рыбы — кистепёрые, двоякодышащие и лучепёрые, в том числе обычно приуроченные к лагунным и континентальным бассейнам палеониски. Не случайно девон называют веком рыб.

КАРБОН, ИЛИ КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД

(лат. carbo, carbonis — уголь)

Начало около 360 млн, конец — 286 млн лет назад; продолжительность около 74 млн лет. С каменноугольным периодом связан расцвет наземной биоты. Высшие растения более многочисленны и разнообразны, чем в девоне, и представлены не только низкорослыми формами, имеющим облик трав, но также кустарниками и деревьями. Древесные формы иногда достигали в высоту 30 м (различные плауновидные и хвощевидные). Происходило глобальное накопление огромных масс погибших растений, давших начало угольным толщам. В этом периоде произошла первая дифференциация растительности на фитогеографические области (Еврамерийская, Катазиатская, Ангарская и Гондванская).

Заметно пополнился мир наземных позвоночных. Особенно разнообразными были древние земноводные — стегоцефалы. Вместе с ними встречены первые парарептилии (котилозавры) и настоящие рептилии (лепидозавры, зверообразные). Из беспозвоночных сушу освоили брюхоногие моллюски с легочным типом дыхания. Возросло многообразие членистоногих: пауков, скорпионов и насекомых, среди них известны гигантские формы, размах крыльев которых достигал 1 м.

Испытали расцвет многие группы морских беспозвоночных, в том числе фораминиферы (фузулиниды), кораллы, моллюски, мшанки, брахиоподы, иглокожие; среди водных позвоночных преобладали акуловые и лучепёрые рыбы.

ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД

(название дано по бывшей Пермской губернии, где впервые установили отложения данного возраста)

Начало около 286 млн, конец — 250 млн лет назад; продолжительность около 36–40 млн лет. Для перми характерно не только появление, но и массовое вымирание в конце периода многих групп организмов (см. рис. 20). В это время произошло преобразование наземной и морской биот. На суше возросло число и разнообразие голосеменных растений, но начали быстро сокращаться и исчезать лепидодендроновые (плауновидные) и каламитовые (хвощевидные). В пермский период незначительно уменьшилось число и разнообразие стегоцефалов, но увеличилось разнообразие парарептилий (котилозавры, сеймуриаморфы) и особенно рептилий (синаптозавры, лепидозавры, текодонты, зверообразные).

В конце перми зафиксировано массовое вымирание ряда групп животных, характерных для морской биоты палеозоя в целом.

Исчезли фузулиниды, табулятоидеи, тетракораллы, трилобиты, эвриптероидеи, многие аммониты, брахиоподы, мшанки, морские бутоны, многие морские лилии, рыбы — акантоды и т.д.

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА

(греч. mesos — средний, промежуточный; zoe — жизнь)

Начало около 250 млн, конец — 65 млн лет назад; продолжительность около 185 млн лет. Мезозойская эра подразделяется на три периода: триас, юра и мел. Для этой эры характерен новый расцвет большинства типов животных и отделов растений, появившихся ранее. В наземной биоте преобладали пресмыкающиеся («век рептилий»), возникли млекопитающие и птицы. Из растений господствовали голосеменные и папоротниковидные, в мелу к ним присоединились покрытосеменные — цветковые. Очередной расцвет растений, среди которых было много древесных форм, привел к новой эпохе углеобразования, особенно значительной в юре. Разнообразна и морская биота: в это время существовали практически все отделы водорослей и почти все типы царства животных.

ТРИАСОВЫЙ ПЕРИОД

(греч. trias — троица)

Начало около 250 млн, конец — 215 млн лет назад; продолжительность около 35 млн лет. Особенностью триасового периода является переходный характер систематического состава биоты. Продолжали существовать палеозойские реликты и совместно с ними жили вновь возникшие группы организмов, характерные для мезокайнозоя. Так, среди наземных растений по-прежнему преобладали голосеменные, а в отделе папоротниковидных появились новые группы. В начале триаса фитогеографическая дифференциация палеозоя изменилась, возникли три новые области: Сибирско-Канадская, Евро-Синийская и Австралийская. В среднем триасе произошла смена палеофитной флоры на мезофитную.

Заметно сократилось число земноводных: постепенно вымерли стегоцефалы, их экологические ниши заняли бесхвостые земноводные (лягушки, жабы). Увеличилось разнообразие пресмыкающихся. Возникли динозавры, птерозавры и крокодилы. Продолжали существовать многочисленные зверообразные пресмыкающиеся, давшие в позднем триасе первых млекопитающих небольших размеров (яйцекладущие), внешне напоминающих крыс. В позднем триасе возникли и первые представители класса птиц, о чем свиде-

тельствует недавняя находка в верхнетриасовых отложениях Техаса не известного ранее ископаемого, названного Protoavis (см. рис. 238).

В морях появились шестилучевые кораллы и первые аммониты с аммонитовой лопастной линией, правильные морские ежи и др.

Среди позвоночных в это время жили костистые рыбы и различные водные рептилии (ихтиозавры, плезиозавры и плакодонты). Вместе с тем в течение триаса вымерли характерные для палеозоя группы беспозвоночных животных, как, например, головоногие моллюски с прямой раковиной, аммониты с цератитовой лопастной линией, некоторые брахиоподы и др.

ЮРСКИЙ ПЕРИОД

(от Юрских гор в Западной Европе)

Начало около 215 млн, конец — 145 млн лет назад; продолжительность около 70 млн лет. На это время приходится расцвет папоротниковидных и разнообразных голосеменных растений. Характерны массовые захоронения погибших, преимущественно древесных, форм, приведшие к мощному углеобразованию, которое сравнимо по масштабам с каменноугольным.

В юре наблюдался расцвет пресмыкающихся. Они были представлены всеми экологическими группами. Помимо форм, обитавших на суше (динозавры, зверообразные), известны водные представители (плиозавры, плезиозавры), а также те, которые освоили воздушное пространство (птерозавры). Среди динозавров появились первые гиганты. Птицы представлены ящерохвостыми (археоптерикс). Возможно, уже возникли и настоящие веерохвостые птицы. Появился новый подкласс млекопитающих — сумчатые. Среди наземных беспозвоночных наблюдался расцвет насекомых.

В морях начали встречаться новые группы беспозвоночных; планктонные фораминиферы, необычные коралловидные двустворки (рудисты), разнообразные аммониты и белемниты, возросло разнообразие морских ежей, мшанок и многих других. Появились новые водоросли — диатомовые и динофитовые. Многие ранее возникшие организмы испытали в юре расцвет.

МЕЛОВОЙ ПЕРИОД

(в отложениях этого периода обилие писчего мела)

Начало около 145 млн, конец — 65 млн лет назад; продолжительность около 80 млн лет. Основное биотическое событие этого времени — появление и интенсивное развитие покрытосеменных — цветковых растений. Их появление повлекло за собой возрастание многообразия насекомых. Продолжался расцвет наземных и

летающих пресмыкающихся. Среди наземных рептилий преобладали динозавры как ящеротазовые (тиранозавры, бронтозавры и страусоподобные целурозавры), так и птицетазовые (стегозавры, анкилозавры, цератопсы, игуанодоны и утконосые). Крылатые пресмыкающиеся были представлены птеродактилями. В мелу появились первые плацентарные млекопитающие (насекомоядные, хищные, копытные, приматы и др.).

В морских бассейнах на фоне явного преобладания костистых начался новый расцвет рыб. Несколькими группами были представлены морские пресмыкающиеся (ихтиозавры, плезиозавры, плиозавры, мозозавры), достигавшие нередко гигантских размеров. Чрезвычайно разнообразны морские беспозвоночные: продолжали существовать коралловидные двустворки (рудисты), своеобразные брюхоногие моллюски (неринеиды), головоногие моллюски (аммониты и белемниты), брахиоподы, морские ежи и многие-многие другие.

В конце мелового периода произошло, вероятно, крупнейшее массовое вымирание многих групп животных и растений. В морских бассейнах исчезли аммоноидеи, ихтиозавры, завроптеригии, на суше — динозавры и освоившие воздушное пространство птерозавры. Полностью вымерли различные голосеменные растения (беннеттитовые, кейтониевые, чекановскиевые). В других группах резко сократилась численность — до 30–50%.

КАЙНОЗОЙСКАЯ ЭРА

(греч. kainos — новый; zoe — жизнь)

Начало 65 млн лет назад (начиная с датского века), полная продолжительность неясна, по некоторым данным может достигнуть 90 млн лет (см. рис. 21). Кайнозойская эра подразделяется на три периода: палеоген, неоген и антропоген (= четвертичный). На суше кайнозой — время господства цветковых растений, насекомых, птиц и млекопитающих; в морских бассейнах — расцвет водорослей, червей, моллюсков, мшанок и костистых рыб, а также различных типов подцарства простейших. Углеобразование наблюдается преимущественно в неогене.

ПАЛЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

(греч. palaios — древний; genos — происхождение)

Начало 65 млн, конец — 25 млн лет назад; продолжительность 40 млн лет. Среди наземных растений наиболее многочисленная группа — цветковые растения, появившиеся в предыдущий меловой период. Палеоген — время широкого глобального

распространения млекопитающих: яйцекладущие, сумчатые, но определяющим было многообразие плацентарных (древние хищники, древние копытные, примитивные приматы и др.). В олигоцене и раннем миоцене на лесостепных пространствах Азии формируется «индрикотериевая фауна». На суше также обитали чешуйчатые рептилии, черепахи и гаттерии, а в пресных водах — крокодилы. Достаточно разнообразны новые беззубые птицы.

Среди водных позвоночных преобладали костистые рыбы. Разнообразны морские беспозвоночные, в том числе «гигантские» фораминиферы (нуммулитиды), новые группы кораллов, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей и многие другие.

НЕОГЕНОВЫЙ ПЕРИОД

(греч. neos — новый; genos — происхождение)

Начало около 25 млн, конец — 2 млн лет назад; продолжительность 23 млн лет. Неогеновая водная и наземная биота приближается к современной, в неогеновых морях резко сокращается число нуммулитид и возрастает количество планктонных фораминифер. Многочисленны и разнообразны костистые рыбы. Постепенно приобретают современный облик земноводные и рептилии. Обращают на себя внимание крупные страусоподобные птицы. Продолжался расцвет плацентарных млекопитающих: непарнопалые (гиппарионы) и парнопалые (олени, верблюды, свинообразные), новые хищники (саблезубые тигры), хоботные (мастодонты). В конце этого периода появляются первые люди (см. рис. 249).

ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ, ИЛИ АНТРОПОГЕНОВЫЙ, ПЕРИОД

(четвертичный — четвертая группа отложений после первичных, вторичных и третичных; греч. anthropos — человек; genos — происхождение)

За начало антропогенового периода принят рубеж 2 млн лет; время завершения антропогена неизвестно. Фаунистическая и флористическая характеристики антропогена очень близки к таковым неогена. Учитывая это, некоторые палеонтологи склонны рассматривать четвертичный период как часть неогена.

Для антропогена чрезвычайно характерна экспансия человека. Интенсивная и разнообразная деятельность человека стала оказывать влияние на развитие биосферы. Это новое состояние биосферы предлагают называть *ноосферой* (греч. noos — разум; sphaira — шар).

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Г.А., Дагис А.С. Проблемы систематики брахиопод // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 3–12.

Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.

Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1989. 864 с.

Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. 2-е изд. М.: Недра, 1984. 537 с.

Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных. М.: Недра, 1986. 200 с.

Бурзин М.Б. Древнейший хитридиомицет (Mycota, Chytridiomycetes incertae sedis) из верхнего венда Восточно-Европейской платформы // Фауна и экосистемы геологического прошлого. М.: Наука, 1993. 125 с.

Вендская система: историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. М.: Наука, 1985. 230 с.

Геккель Э.Г. Царство протистов. Очерк низших организмов. Спб., 1880. 104 с.

Давиташвили Л.Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 575 с.

Давиташвили Л.Ш. Курс палеонтологии. М.; Л.: Госгеолиздат, 1949. 835 с.

Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.

Догель В.А. Зоология беспозвоночных / Под ред. Ю.И. Полянского. 7-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.

Долицкий А.В. Образование и перестройка тектонических структур. М.: Недра, 1985. 224 с.

Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. 528 с.

Друщиц В.В., Якубовская Т.А. Палеоботанический атлас. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. 178 с.

Ивахненко М.Ф., Корабельников В.А. Живое прошлое Земли. М.: Просвещение, 1987. 255 с.

Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. 471 с.

Кравцов А.Г., Полярная Ж.А. Палеоботаника. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. горн. ин-та, 1995. 59 с.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с.

Курочкин Е.Н. Протоавис, амбиортус и другие палеоорнитологические редкости // Природа. 1991. № 12. С. 43–53.

Курочкин Е.Н. Древнейшая птица // Природа. 1992. № 11. С. 100, 101.

Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир. Т. 1, 1992. 280 с.; Т. 2, 1993. 278 с.; Т. 3, 1993. 310 с.

Левушкин С.И., Шилов И.А. Общая зоология. М.: Высшая школа, 1994. 432 с.

Малахов В.В. Проблема основного плана строения брахиопод и их положение в системе животного царства // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. М.: изд. ПИН РАН, 1995. С. 51–82.

Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. 284 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 3-е изд. Л.: Наука, 1988. 202 с.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 404 с.

Микропалеонтология / Н.И. Маслакова, Т.Н. Горбачик и др. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. 256 с.

Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П. Общая палеонтология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 374 с.

Николов Т.Г. Долгий путь жизни. М.: Мир, 1986. 168 с.

Обручева О.П. Палеонтология позвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 58 с.

Орлов Ю.А. В мире древних животных. 3-е изд. М.: Наука, 1989. 162 с.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Т. 1–15 / Гл. ред. Ю.А. Орлов. М., 1958–1964.

Очев В.Г., Янин Б.Т., Барсков И.С. Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1994. 144 с.

Палеонтологический словарь / Под ред. Г.А. Безносовой и Ф.А. Журавлевой. М.: Наука, 1965. 616 с.

Палеонтология и палеоэкология. Словарь-справочник / Под ред. В.П. Макридина и И.С. Барскова. М.: Недра, 1995. 494 с.

Петросянц М.А., Овнатанова Н.С. Роль микрофоссилий в определении степени катагенеза органического вещества // Итоги науки и техники. Общая геология. 1985. Т. 19. С. 5–92.

Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. 314 с.

Проблемы палеоботаники / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1986. 176 с.

Рауп Д., Стенли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 1. 347 с.; Т. 2. 344 с.

Рожнов С.В., Кушлина В.Б. Новая интерпретация больбопоритов (Echinodermata, ? Eocrinoidea) // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 59–65.

Ромер А.Ш. Палеонтология позвоночных / Ред. Л.Ш. Давиташвили. М.; Л., 1939. 415 с.

Семихатов М.А. Новейшие шкалы общего расчленения докембрия: сравнение // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1, № 1. С. 6–20.

Современная палеонтология: методы, направления, проблемы, практическое приложение / Под ред. В.В. Меннера, В.П. Макридина. Т. 1, 2. М.: Недра, 1988. Т. 1. 540 с.; Т. 2. 382 с.

Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. 225 с.

Стратиграфический кодекс. Изд. 2-е, дополненное. СПб.: изд. Межвед. стратигр. ком., 1992. 120 с.

Тахтаджян А.Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22, 23.

Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.

Фауна и экосистемы геологического прошлого. М.: Наука, 1993. 125 с.

Хаин В.Е. Основные проблемы современной геологии. М.: Наука, 1994. 190 с.

Харленд У.Б. и др. Шкала геологического времени. М.: Мир, 1985. 140 с.

Циттель К. Основы палеонтологии (Палеозоология). Ч. I. Беспозвоночные. Л.: Горгеолнефтеиздат, 1934. 1056 с.

Юрина А.Л. Флора среднего и позднего девона Северной Евразии. М.: Наука, 1988. 174 с.

Янин Б.Т. Основы тафономии. М.: Недра, 1983. 184 с.

Янин Б.Т. Терминологический словарь по палеонтологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 134 с.

Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. The conodont animal // Lethaia. 1983. Vol. 16, N 1. P. 1–14.

Burzin M.B. Late Vendian Helicoid Filamentons Microfossils // Paleontol. J. 1995. Vol. 29, N 1A. P. 13–66.

Conway Morris S., Whittington H.B. Fossils of the Burgess Shale. A national treasure in Yoho National Park, British Columbia // Geological Survey of Canada, Missellaneous Reports. 1985. Vol. 43. P. 1–31.

Copper P., Plusquellec Y. Ultrastructure of the walls, tabulae and «polyps» in Early Silurian Favosites from Anticosti Island, Canada // Cour. Forsch. Senckenberg. 1993. Vol. 164. P. 301–308.

Debrenne F., Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu. Regular Archaeocyaths. Cahiers Paleontologie. Paris, 1990. 218 p.

Debrenne F., Zhuravlev A.Yu. Irregular Archaeocyaths. Cahiers Paleontologie. Paris, 1992. 212 p.

Earth's Earliest Biosphere / Ed. I.W. Schopf. Princeton, New Jersey, 1983. 543 p.

Fedonkin M.A., Yochelson E.L., Horodyski R.I. Ancient Metazoa // National Geographic Research and Exploration. 1994. Vol. 10(2). P. 200–223.

Fenton M.A., Vickers-Rich P.V., Rich T.H. The Fossil Book, a Record of Prehistoric Life. New York—London—Toronto—Sydney—Auckland, 1989. 740 p.

Gould S.J. Wonderful Life. The Burgess Shale and the Nature of History. New York; London, 1989. 347 p.

Grey K., Williams I.R. Problematic Bedding — Plane Markings from the Middle Proterozoic. Manganese Subgroup, Bangemall Basin, Western Australia // Precambrian Research. N 46. Amsterdam, 1990. P. 307–327.

Holmer L.E., Popov L.E., Bassett M.G., Laurie J. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda // Palaeontology. 1995. Vol. 38, pt.4. P. 713–741.

Fossil Prokaryotes and Protists / Ed.J.H.Lipps.Blackwell Scientific Publications, 1993. 342 p.

Loeblich A.R., Tappan E. Foraminiferal Genera and their classification. N.Y., 1988. Vol. 1, 970 p.; Vol 2, 846 pl.

Meyen S.V. Fundamentals of Paleobotany. London; New York, 1987. 432 p.

Proterozoic Biosphere: a multidisciplinary study / Ed. J.W. Schopf, C. Klein. Cambridge University Press, 1992. 1348 p.

Treatise on Invertebrate Paleontology / Ed. R. Moore, C. Teichert. Geol. Soc. America and University Kansas Press, 1953–1981. Part C–W.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Учебное издание

Михайлова Ирина Александровна,
Бондаренко Ольга Борисовна

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ. Часть 1

Зав. редакцией
И.И. Щехура

Редактор
Н.В. Баринова

Художник
Е.П. Загозина

Переплет художника
Б.С. Казакова

Технический редактор
Г.Д. Колоскова

Корректор
Н.В. Иванова

Верстка на компьютере
Е.Е. Дементьев, С.В. Слинько

Изд. лиц. № 040414 от 18.04.97

Подписано в печать 10.07.97. Формат 60 × 90 1/16.
Бумага офс. кн.-журн. Гарнитура Таймс. Офсетная печать.
Усл. печ. л. 28,0. Уч.-изд. л. 28,51. Тираж 2000 экз.
Заказ 2697 Изд. № 6216

Ордена «Знак Почета»
Издательство Московского университета.
Отпечатано в Производственно-издательском комбинате ВИНИТИ
140010, г. Люберцы, Октябрьский пр-т, 403
Тел. 554-21-86